

Под редакцией Ю. И. Александрова



Психофизиология

- Психофизиология памяти, эмоций, внимания
- Психофизиология сознания и бессознательного
- Психофизиология стресса
- Системная психофизиология
- Дифференциальная и сравнительная психофизиология
- Клиническая психофизиология
- Социальная психофизиология

4-е издание

РЕКОМЕНДОВАНО МИНИСТЕРСТВОМ ОБРАЗОВАНИЯ РФ

ББК 88.321я7
УДК 612.821(075)
П86

Рецензенты:
В. В. Раевский, доктор биологических наук, профессор, зам. директора Института высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН;
А. М. Черноризов, доктор психологических наук, профессор, зав. кафедрой психофизиологии факультета психологии МГУ им. М. В. Ломоносова.

П86 Психофизиология: Учебник для вузов. 4-е изд. / Под ред. Ю. И. Александрова. — СПб.: Питер, 2014. — 464 с.: ил. — (Серия «Учебник для вузов»).

ISBN 978-5-496-00756-6

В четвертом, переработанном, издании учебника раскрыты все темы, составляющие в соответствии с Государственным образовательным стандартом высшего профессионального образования содержание курса по психофизиологии, а также вопросы, привлекающие сейчас значительное внимание исследователей. Настоящий учебник отражает современное состояние психофизиологии во всей ее полноте.

Издание предназначено для студентов, аспирантов, научных сотрудников, а также для всех, кто интересуется методологией науки, психологией, психофизиологией, нейронауками, методами и результатами объективного изучения психики.

ББК 88.321я7
УДК 612.821(075)

ISBN 978-5-496-00756-6

Оглавление

Предисловие

По-видимому, каждый, кто откроет эту книгу, согласится со следующим высказыванием И. П. Павлова: «В сущности, интересует нас в жизни только одно: наше психическое содержание». В то же время поддержка выдвинутого еще Аристотелем положения: «Исследование души есть дело естествоиспытателя» не будет столь же безоговорочной.

Самое общее уточнение могло бы состоять в том, что познание «психического содержания» — дело не только науки, но и других видов человеческой деятельности, таких, например, как искусство или религия. Если же рассмотреть лишь один вид деятельности — науку, то и здесь оказывается, что «психическое содержание» исследуется представителями как естественных, например физиологии, так и общественных наук, к которым принято относить психологию, сочетающую естественнонаучные методы с герменевтическими (моделирование в психике исследователя психики испытуемого, зависящее от индивидуально-психологических особенностей исследователя).

Контакты между психологией и физиологией часто «искрят».

Контакты между названными науками, возникающие при решении проблем, представляющих взаимный интерес, часто «искрят», что вызывает у многих физиологов и психологов желание изолировать свою дисциплину, оградить ее от посторонних посягательств.

Однако выдающимся психологам уже давно было очевидно, что предпринимаемые как психологами, так иногда и физиологами попытки эмансипировать психологию от физиологии совершенно неправомерны, поскольку предмет **психологии** — нейропсихический процесс, целостная психофизиологическая реальность, которая лежит в основе всех без исключения психических процессов, включая и самые высшие. Со стороны **психофизиологии** также были приведены веские аргументы в пользу того, что самостоятельная, отделенная от психологии физиология не может выдвинуть обоснованную концепцию целостной деятельности мозга.

Изоляция дисциплины — верный показатель ее ненаучности.

«Изоляция какой-либо дисциплины есть верный показатель ее ненаучности», — справедливо заключает известный философ М. Бунге, отвечая на вопрос: «Является ли психология автономной дисциплиной?» Психология же тесно связана и даже перекрывается с биологией, в частности с физиологией, причем область их перекрытия постоянно увеличивается. Логика развития методологии и методов науки, а также «социальные заказы», заставляющие преодолевать междисциплинарные барьеры, определяют возможность и необходимость все большего привлечения методов физиологии для разработки проблем профессионального и психического здоровья, сознания и бессознательного, изучения структуры сложной деятельности человека — совместной, речевой, операторской и многих других. Связь и взаимозависимость психологии и физиологии настолько сильны, что позволяют рассматривать их развитие как коэволюцию. Вкратце охарактеризуем этот процесс.

Современная психология в значительной степени представлена обыденным знанием, или «обыденной психологией» (*folk psychology*), под которой понимается основан-

ное на здравом смысле, не требующее точных определений понимание психических процессов и состояний.

Понятия обыденной психологии — память, внимание, воля, ум, влечение, чувство и другие — не только употребляются в быту для объяснения и предсказания поведения людей, но и влияют на формирование собственно научного знания. Они используются в психологических исследованиях как при обосновании проблем исследования, так и при трактовке его результатов. Закономерности и феномены, выявляемые в подобных исследованиях, становятся базой не только для следующих психологических исследований, но и для формулировки задач экспериментов, в которых применяются методы физиологии.

Связь и взаимозависимость психологии и физиологии настолько сильны, что их развитие можно рассмотреть как коэволюцию.

Психология включает понятия обыденного знания, под которым понимается основанное на здравом смысле, не требующее точных определений понимание психических процессов и состояний.

Решение этих задач способствует пересмотру и фрагментации исходных концепций и понятий (сколько, например, разнообразнейших процессов, «систем» и прочего объединяется сейчас термином «память»!), формулировке новых вопросов и т. д. В конце концов в ряде случаев может даже оказаться, что выяснять надо что-то совсем другое. Скажем, современная физиология не исследует, как образуются и движутся «животные духи».

Наряду с обыденной психологией существует и обыденное физиологическое знание — «обыденная физиология», которая взаимодействует и с обыденной психологией, и с собственно наукой. Однако здесь мы можем пренебречь самостоятельным значением обыденной физиологии и ограничиться рассмотрением лишь обыденной психологии, полагая, что последняя инкорпорирует ту часть обыденного физиологического знания, которая имеет отношение к интересующему нас проблемному полю.

Следует подчеркнуть, что в процессе коэволюции не происходит «истребления» психологии, ее замены «более научной» физиологией, как полагают «элиминативисты». Психологическое исследование формирует специфический компонент описания поведения и деятельности, необходимый для достижения специфических целей. Можно согласиться с философом М. Мидгли (M. Midgley): разнообразие наук отражает разнообразие целей, имеющихся у общества; эти науки выполняют разные части общей работы и могут быть рассмотрены как взаимодополняющие инструменты. Вместо «истребления» происходит внедрение научного знания в обыденное. Это внедрение, по-видимому, не завершится заменой обыденной психологии и физиологии на собственно науку. В процессе развития на место замещенных придут новые понятия обыденной науки. На чем основано это утверждение?

В процессе коэволюции физиологии и психологии не происходит «истребления» последней, ее замены физиологией.

Еще до возникновения науки, в доисторическую эпоху, представления о психике, или душе, считал В. Б. Швырков, складывались у людей как обобщенные характеристики внешнего поведения, как гипотезы о его детерминантах и механизмах. В связи с этим даже в наиболее примитивных языках имеются обозначения психических свойств и состояний. С появлением науки она становится, наряду с религией, искусством, обыденным опытом и т. д., одним из источников концепций, идей и терминов, включающихся в обыденное знание и формирующих обыденную науку. Люди начинают рассматривать их как само собой разумеющиеся и составляющие «реальность».

Можно полагать в связи с этим, что обыденная наука продолжит свое существование на всем протяжении процесса коэволюции, осуществляя «обмен» с собственно наукой. Первая будет поставщиком концепций и проблем (конечно, много проблем в собственно науке имеет внутринаучное происхождение) мировоззренческого или практического характера, вторая будет решать эти проблемы и возвращать переработанные концепции, внедрять новые или устранять дискредитированные. При этом количество ассимилированных и преобразованных понятий собственно науки в науке обыденной будет постоянно и быстро увеличиваться, если авторитет науки сохранится и общество не последует экстремистским рекомендациям, например, таким, как дополнить отделение государства от церкви отделением его и от науки.

Разнообразие наук отражает разнообразие целей, имеющихся у общества.

Каково же место психофизиологии — науки, обязанной своим происхождением и даже названием сосуществованию психологии и физиологии и призванной установить между ними связь, — в описанной ранее коэволюции? Каков ее специфический вклад? Можно ли свести роль психофизиологии к использованию методов физиологии для изучения психических процессов и состояний? Ответы, которые дают на эти вопросы разные авторы, в том числе и авторы настоящего учебника, значительно различаются.

Известно, что даже физическую систему нельзя описать каким-либо одним теоретическим языком, множественность точек зрения на нее неустранима. Тем более не должно вызывать удивления существование различающихся позиций, разных теоретических языков и школ в психофизиологии, которая, по-видимому, имеет дело с наиболее сложным комплексом проблем, стоящих перед человеком.

Упомянутые различия находят свое выражение не только в многообразии ответов на один и тот же вопрос, но и в том, что отдельные вопросы психофизиологии, рассматриваемые одними исследователями как центральные, с других теоретических позиций могут расцениваться как малозначимые или даже неверно поставленные. Поэтому мы полагали, что в учебнике по психофизиологии, написанном одним автором, даже сам набор освещаемых проблем будет в значительной степени зависеть от взглядов автора. Кроме того, мы учитывали, что психофизиология находится на стыке разных наук: психологии, нейронаук, физиологии, в том числе физиологии высшей нервной деятельности, генетики, биохимии, медицины и т. д. В этом смысле ситуация здесь сходна с той, которая имела место при подготовке известного руководства по экспериментальной психологии под редакцией С. С. Стивенса. В предисловии редактор отмечал, что никто из представителей этой науки не обладает достаточной эрудицией, чтобы справиться с подобной задачей в одиночку.

Содержание учебника отражает современное состояние психофизиологии и соответствует Государственному образовательному стандарту высшего профессионального образования.

В связи с уже сказанным мы, считая, что высокое качество всех разделов учебника, а также достаточно полный охват обширного проблемного поля психофизиологии может обеспечить только совместная деятельность коллектива ученых, обладающих взаимно дополняющей квалификацией и представляющих позиции разных научных школ, выбрали коллективный путь его подготовки.

Список глав настоящего учебника включает все пункты Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования, а также дополнительно и те вопросы, которые представляют собой «точки роста» психофизиологии, привлекают значительное внимание исследователей и игнорирование которых не позволило бы считать учебник отражающим современное состояние психофизиологии.

В результате содержание учебника соответствует не только Государственному образовательному стандарту высшего профессионального образования, но и Программе по психофизиологии, подготовленной Советом по психологии Объединения государственных университетов Российской Федерации и МГУ им. М. В. Ломоносова.

Глава 1 подготовлена канд. мед. наук *Ю. В. Гринченко* (параграф 1) и д-ром психол. наук *Т. Н. Греченко* (параграф 2);

главы 2 и 9 — д-ром психол. наук *Б. Н. Безденежных*;

главы 3 и 4 — д-ром биол. наук, академиком РАН *И. А. Шевелевым*;

глава 5 — д-ром мед. наук, академиком РАН *В. С. Гурфинкелем* и канд. биол. наук *Ю. С. Левиком*;

глава 6 — д-ром психол. наук *Т. Н. Греченко* (параграфы 1–5) и д-ром биол. наук, профессором *А. Н. Лебедевым* (параграф 6);

глава 7 — д-ром психол. наук, профессором *Ч. А. Измайловым*, д-ром психол. наук, профессором *А. М. Черноризовым* и д-ром мед. наук, академиком РАН *П. В. Симоновым* (раздел 7.3.6.);

главы 8 и 10 — д-ром психол. наук, профессором *Н. Н. Даниловой*;

глава 11 — д-ром мед. наук, чл.-корреспондентом РАН *А. М. Иваницким*;

глава 12 — д-ром мед. наук, профессором *Э. А. Костандовым*;

глава 13 — канд. мед. наук *Д. Г. Шевченко* (параграф 8 — совместно с докт. психол. наук, профессором *Ю. И. Александровым*);

глава 14 — д-ром психол. наук, профессором *Ю. И. Александровым*;

глава 15 — канд. психол. наук *А. Г. Горкиным*;

глава 16 — д-ром психол. наук, профессором *Г. Г. Аракеловым*;

глава 17 — канд. психол. наук *М. В. Бодуновым*;

глава 18 — д-ром психол. наук *Л. Г. Дикой*;

глава 19 — канд. психол. наук *В. В. Гавриловым*;

глава 20 — д-ром мед. наук, чл.-корреспондентом РАН и РАМН *К. В. Анохиным*;

глава 21 — д-ром мед. наук *В. Б Стрелец*;

глава 22 — канд. психол. наук *Е. Д. Шехтер* и д-ром психол. наук, профессором *А. М. Черноризовым*;

глава 23 — д-ром биол. наук, академиком РАО *Е. Н. Соколовым*.

Настоящий учебник, который отражает современное состояние психофизиологии во всей ее полноте, предназначен студентам, аспирантам, научным сотрудникам, а также всем тем, кто интересуется методологией науки, психологией, психофизиологией, нейронауками, методами и результатами объективного изучения психики.

Авторский коллектив благодарит *студентов психологического факультета* Государственного университета гуманитарных наук, которые тщательно проработали все главы учебника в процессе подготовки настоящего дополненного и переработанного издания. В соответствии со всеми сделанными студентами замечаниями авторы внесли в текст дополнительные пояснения или произвели необходимые сокращения.

Профессор *Ю. И. Александров*

Глава 1
МОЗГ

1.1. Общее описание

Морфология мозга, т. е. структурная организация нейронов, их отростков и вспомогательных клеток, является той материальной основой, на которой разыгрывается весь репертуар психофизиологических феноменов. Более того, можно сказать, что структура мозга отражает эволюционно зафиксированные функциональные взаимодействия отдельных элементов, складывающиеся для достижения полезных приспособительных результатов, и в значительной степени определяет его психофизиологические особенности. В то же время принято считать, что основные принципы структурной организации нервной системы человека не отличаются от таковых других млекопитающих. Более того, на ранних сроках эмбриогенеза процессы созревания аналогичны, а формирующиеся структуры однотипны и сходны по функциональной организации. Принято объяснять эти закономерности тем, что онтогенез есть краткое повторение филогенеза (биогенетический закон Э. Геккеля и Ф. Мюллера — 1864 г.). Такое сходство позволяет, во-первых, рассматривать нервную систему человека и животных с общих эволюционных позиций (см. подробнее главу 19), а во-вторых, существенно расширяет возможности ее исследования не только психологами и клиническими нейропсихологами, но и психофизиологами, нейрофизиологами и нейрогенетиками **в экспериментах на животных**.

При этом отличительной характеристикой человеческого мозга является высокая степень развитости конечного мозга: разнообразие морфологии поверхностно расположенных нейронов, образующих 6 пластин (слоев) коры больших полушарий; сложность наружного рельефа (извилины); более выраженная асимметрия, особенно переднебоковых отделов, и как итог — существенное превалирование по массе над остальными структурами ЦНС (более 80%). Также важно учесть, что полушария человека продолжают особенно интенсивно развиваться после рождения. Масса мозга удваивается к концу первого года жизни, утраивается к четвертому и продолжает нарастать в течение взросления, т. е. в период становления основных психофизиологических особенностей индивида, его социализации, и стабилизируется только к 20–25 годам.

Представления о том, что мозг и его отдельные части являются вместилищем всех «атрибутов души», сложились к IV в. до н. э. (Платон, Гиппократ, Герофил), но они были в значительной степени умозрительными. Детальный же анатомический анализ образований нервной системы принято связывать с работами А. Везалия (1514–1564). Однако нервная ткань имеет настолько сложную структуру, что только в начале XX в. на основе методов микроскопии, электрофизиологических

исследований и в связи с развитием эволюционных представлений сформировались понятия о ее тонкой структурно-функциональной организации.

Среди особенностей эволюционного процесса выделяют дифференциацию, т. е. появление клеток с новыми структурно-функциональными возможностями, и концентрацию клеток (в данном случае — нервных) с функционально сходными свойствами в анатомически обособленные структуры. Эти же закономерности прослеживаются и в онтогенезе. Так, на микроуровне (тканевом) возникают нервные клетки, характеризующиеся наличием многочисленных длинных цитоплазматических выростов (дендриты и аксон) и специфической биоэлектрической активностью. Отростки, вытягиваясь, проникают в окружающие структуры, устанавливают связи (синаптические контакты) и иннервируют все ткани организма. Этот сложнейший процесс контролируют до 50% генов (см. главу 20), причем важно отметить, что дифференциация и специализация нервных клеток, развертывание их «жизненной программы» продолжаются в течение всего существования индивида, т. е. время жизни нейронов и индивида в значительной степени совпадает, в отличие от других видов клеток.

Время жизни нейронов и индивида в значительной степени совпадает.

На макроуровне (органном) формируются **центральные** структуры, окруженные защитными образованиями, — *головной мозг* (*encephalon*) в полости черепа и *спинной мозг* (*medulla spinalis*) в позвоночном канале (центральная нервная система — ЦНС), и **периферические** — *ганглии* в различных частях тела, *рецепторные образования*, скопления нейрональных отростков, организованные в различного типа *нервы*. Головной и спинной мозг образуют единое целое с условной анатомической границей на уровне нижнего края затылочного отверстия черепа. При этом срединная часть головного мозга, являющаяся продолжением спинного, получила название **ствол мозга**, а самые массивные и наиболее развитые части — **полушария большого мозга**.

В мозговой ткани традиционно принято выделять **серое** и **белое** вещество. Серое вещество состоит из скоплений тел нервных и глиальных клеток. Структурно-функциональной единицей нервной ткани является **нейрон** (см. подробно следующий параграф). Причем практически все они индивидуально специфичны как морфологически, так и функционально. Каждый нейрон окружен многочисленными вспомогательными клетками — **глиальными**, которые определяют трофические процессы, выполняют структурно-опорную, изолирующую и защитную функции. Соотношение количества нейронов и глии у человека достигает 1:10. Тела нейронов в сером веществе организованы в соответствии с морфофункциональными и биохимическими особенностями в компактные скопления: **ядра** (в срединной части головного мозга), **слои коры** (поверхностная часть полушарий большого мозга и мозжечка), **сегментированные столбы** (в спинном мозге).

Белое вещество состоит из отростков нейронов, организованных, также в соответствии с функциональными особенностями, в пучки. Каждый отросток (аксон) имеет изолирующую оболочку, основой которой является миелин, что определяет специфику распространения биоэлектрической активности в нервной системе. Пучки волокон в головном и спинном мозге распределяются в различных направлениях; принято выделять: а) восходящие (афферентные) и нисходящие (эфферентные), которые образуют **проводящие тракты** (проекционно-лемнисковая система), связывающие центральные и периферические структуры; б) **спаечные** пучки

волокон (комиссуральные), связывающие симметричные одноименные структуры; в) **ассоциативные волокна**, обеспечивающие в основном межструктурные взаимодействия в пределах каждой из симметричных половин мозга. Отростки нейронов, выходящие за пределы центральных структур, также объединяются в пучки со сложной внутренней структурой и образуют **12 пар черепных нервов** и соответствующие количеству сегментов спинного мозга **пары спинальных нервов**.

В начале XIX в., после появления анатомо-физиологических работ немецкого анатома И. Х. Майера, чешского физиолога и врача **И. Прохазки**, французского физиолога П. Биша и др. сложились общие представления о функциональных особенностях нервных образований. Нервную систему стало принято подразделять на соматическую и вегетативную, а отдельные мозговые структуры связывать с определенными физиологическими функциями и психическими особенностями.

Соматическая нервная система связана со всеми рецепторами и скелетными мышцами и обеспечивает активное взаимоотношение организма со средой. Она участвует в анализе внешней среды, обеспечивает фиксацию происходящих событий (память) и на основе «опережающего отражения действительности» (П. К. Анохин; см. главу 14) формирует адаптивное поведение. Эта система является ведущей в формировании структуры индивидуального опыта и, соответственно, психологических особенностей индивида.

Вегетативная нервная система иннервирует все внутренние органы, в том числе саму нервную систему и рецепторный аппарат, и контролирует обмен веществ, обеспечивая гомеостатические процессы. Она сорганизует активность тканей и органов тела, адаптируя их деятельность в постоянно меняющихся условиях окружающей среды, при этом, что важно, не находится под произвольным контролем субъекта, поэтому ее еще называют автономной и висцеральной. Эта система задает базовый уровень протекания нейрофизиологических процессов и формирует некоторые не контролируемые субъектом компоненты поведения в определенном эмоциональном состоянии (см. также главы 7 и 23).

По морфологическим, физиологическим и биохимическим особенностям вегетативную систему принято подразделять на *симпатический* и *парасимпатический* отделы, которые находятся в сложных взаимоотношениях, а также специфическую внутрикишечную иннервационную систему — **энтеральный** отдел. Центральные нейроны симпатического отдела располагаются в спинном мозге, периферические образуют самостоятельные анатомические структуры (узлы симпатического ствола). Центральные нейроны парасимпатического отдела сгруппированы в ядра в основном в стволе головного мозга, а периферические диффузно рассеяны по иннервируемым органам. Почти все структуры организма находятся как бы под двойным контролем этих отделов, которые образуют, соответственно, так называемые эрготропную систему, обеспечивающую «мобилизационные» процессы, т. е. использование энергетических ресурсов организма в сложных ситуациях, и трофотропную систему, регулирующую физиологические процессы восстановления энергетического баланса (см. подробнее 7.4).

1.1.1. Онтогенез нервной системы

Развитие нервной системы человека, как и у всех позвоночных, начинается с первичной дифференциации клеток на наружной поверхности эмбриона — **эктодермы** и образования нейроэпителия в виде пластинки, которая трансформируется

в нервную трубку. **Нейрогенез** принято рассматривать в трех аспектах: *гистогенез* (созревание нервной ткани), *морфогенез* (образование центральных и периферических структур) и *системогенез* (см. главы 14 и 20).

Созревание нервной ткани. В основе гистогенеза лежит деление — **пролиферация** и дифференциация — нейроэпителиальных клеток на **нейробласты** (зачатки нейронов) и **спонгиобласты** (зачатки глиальных клеток). Интенсивность пролиферации, особенно в первые недели, по некоторым данным, может достигать 250 тыс. клеток в минуту, при этом их возникает существенно больше, чем будет использовано в жизни. Часть возникающих нейробластов покидает места первичной локализации — происходит **миграция** и объединение их в группы **(агрегация)** с определенной структурой и ориентацией друг относительно друга. Определяется это взаимодействием участков эктодермы и мезодермы, имеющих метаболические различия с характерными химическими градиентами концентрации некоторых веществ. Закономерности миграционных процессов генетически детерминированы, направлению перемещений способствуют отростки глиальных клеток, а средняя скорость миграции составляет около 0,1 мм в сутки.

Достигнув мест своей постоянной локализации, нейробласты начинают созревать, превращаясь в нейроны, — происходит их окончательная морфологическая дифференциация. При этом изменяется строение ядра, цитоплазмы, оболочки, а тело приобретает грушевидную форму. На заостренном конце возникает точка роста, из которой развивается аксон. Формирующиеся аксоны рядом расположенных клеток организуются в пучки, в которых выделяется аксон-лидер, определяющий направление роста к ткани-мишени (со скоростью около 1 мм в сутки). Несколько позже начинается формирование дендритной зоны и установление специфических межнейрональных связей (**синапсов**), причем этот процесс носит двусторонний характер, т. е. связан как с пре-, так и с постсинаптической частями. Считается, что данный процесс определяется взаимными потребностями нейронов в продуктах метаболизма, и недополучение соответствующих веществ может приводить их к гибели. Процесс пролиферации весьма избыточен: нейроны, не завершившие своего созревания и не установившие связей к определенному периоду, дегенерируют, и значительное число клеток исчезает, особенно в формирующемся спинном мозге (до 50%). Некоторые клетки (до 3%) совершают ошибочную миграцию и также дегенерируют.

Избыточность пролиферации и синаптогенеза при созревании нервной ткани обусловливает возможность отбора элементов с необходимым комплексом свойств.

Завершают созревание процессы формирования синаптических контактов — **синаптогенез** и образование изолирующих оболочек из шванновских клеток — **миелинизация**. За счет этих процессов происходит установление основных межструктурных связей, оформление проводящих путей, иерархиризация образований нервной системы и становление регулярной биоэлектрической активности. Следует отметить, что процессы синаптогенеза, как и пролиферации, избыточны, и становление межструктурных взаимодействий осуществляется также за счет ликвидации ранее сформированных связей. Учитывая избыточность этих процессов, можно говорить, что при созревании нервной ткани происходит своеобразный отбор (селекция) элементов с необходимым комплексом свойств и оптимизация способов взаимосодействия формирующихся структур.

Особую роль в окончательном созревании нервной ткани играет миелинизация. Считается, что функциональную зрелость систем в значительной мере определяют развитость синаптических контактов и степень миелинизации. Этот процесс протекает упорядоченно и последовательно в разных структурах. Миелинизация начинается только после четвертого месяца эмбриогенеза и в филогенетически более старых структурах (вегетативный отдел, спинной мозг, ствол головного мозга). В пренатальном периоде миелинизируются вестибулярные ядра, структуры промежуточного мозга и базальных ядер конечного, медиального мозжечка, старая кора (гиппокамп) и новая в области пост- и прецентральной извилин, шпорной борозды. При этом прослеживается такая последовательность: начинается процесс в древних сенсорных системах и далее развивается в моторных. В наиболее молодой в филогенетическом плане пирамидной системе, связанной со скелетной мускулатурой, миелинизация начинается лишь непосредственно перед рождением и наиболее интенсивно продолжается в течение первого года. Миелинизация областей новой коры, которые принято связывать с проявлением высших психических функций, формированием новых систем, определяющих научение, сложную перцептивную деятельность, речь и социализацию индивида (средняя и нижняя височные извилины, угловая и надкраевая извилины теменной доли, средняя и нижняя лобные извилины, лобный полюс), начинается на первом году жизни. Именно выраженность межструктурных связей и степень их миелинизации определяют в большей степени нарастающую массу мозга в период развития. Например, было продемонстрировано, что в коре средней лобной извилины у взрослого, по сравнению с годовалым ребенком, размер тел нейронов практически не меняется, а общая длина дендритов и число их ветвей возрастает в несколько раз. Усложнение межнейрональных связей продолжается в течение всей жизни и связано с научением (см. главу 14).

> Модификация межнейрональных связей продолжается в течение всей жизни и связана с научением.

Морфогенез центральной нервной системы. Процессы гистогенеза лежат в основе дифференциации первичной мозговой трубки в сложно организованные образования нервной системы, т. е. определяют особенности морфогенеза. Мозговая трубка, занимающая первично всю длину эмбриона, начинает дифференцироваться на туловищный и головной отделы. Также за счет интенсивной миграции возникают периферические вегетативные структуры и чувствительные спинномозговые ганглии. В головном отделе нервные клетки группируются в три первичных образования — мозговые пузыри: ромбовидный, средний и передний, а в туловищном отделе образуются группы ядерных скоплений и происходит его сегментация в соответствии с метамерией тела. На втором месяце эмбриогенеза структура мозговых пузырей усложняется и появляются идентифицируемые **отделы мозга**: ромбовидный мозговой пузырь дифференцируется на продолговатый (*medulla oblongata*) и задний мозг; средний (*mesencephalon*) сохраняется как единое целое, но в нем за счет миграции элементов в дорсальном направлении формируется пластинка четверохолмия; передний дифференцируется на промежуточный (*diencephalon*) и конечный (*telencephalon*) мозг. Далее: в заднем мозге оформляется его центральная ядерная часть — мост (*pons*), а над ним мигрирующие клетки образуют мозжечок (*cerebellum*); промежуточный мозг дифференцируется на таламус и гипоталамус с железистыми придатками (гипофиз и шишковидное тело),

а из боковых стенок возникают глазные пузырьки — зачатки сетчатки, при этом окружающая их эктодерма изменяется и формируется оптическая система глаз. Общий план формирования мозга состоит в том, что возникающие на последовательных этапах эмбриогенеза структуры как бы «надстраиваются» над уже сформированными, при этом первичные центры сохраняют свое значение, а вновь возникающие занимают более высокое место в иерархии интегративных процессов, доминируя в организации активности всего организма.

Формирование ствола мозга сопровождается деформацией его частей: возникают изгибы, наиболее значительный (около 90°) — между средним и промежуточным отделами, и полости — мозговые желудочки. Одной из причин этого явления называют неравномерность интенсивности развития отделов мозга и костного вместилища — черепа, который несколько отстает в своем формировании. Позвоночный канал, наоборот, опережает в своем формировании спинной мозг, каудальная часть которого к тому же редуцируется, превращаясь в терминальную нить, в связи с чем говорят о его «восхождении», т. е. смещении к головному концу. В результате спинной мозг у взрослого занимает только верхнюю часть канала, заканчиваясь на уровне 1–2-го поясничного позвонка, и составляет всего около 2% от массы ЦНС.

Некоторые особенности конечного мозга человека. В конечном мозге происходят наиболее существенные изменения, приводящие к формированию парных, несколько асимметричных структур — полушарий большого мозга (*hemispheriae cerebrales*), занимающих доминирующее положение и имеющих характерную складчатость наружной поверхности — извилины (рис. 1.1).

Важно подчеркнуть, что здесь изменяется принцип агрегации нейронов: наряду с образованием ядерных структур в центральной части (базальные ганглии:

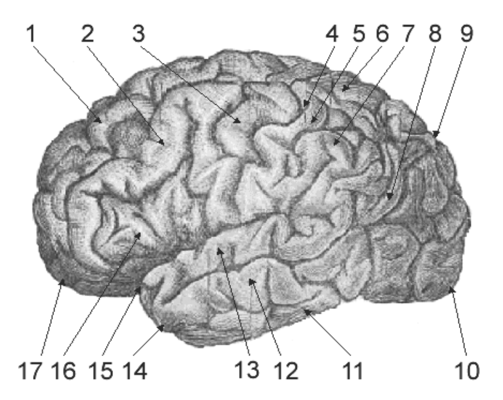


Рис. 1.1. Наружная поверхность левого полушария большого мозга (основные извилины и борозды)

1 — верхняя лобная извилина; 2 — средняя лобная извилина; 3 — предцентральная извилина; 4 — центральная (Роландова) борозда; 5 — постцентральная извилина; 6 — верхняя теменная долька; 7 — надкраевая извилина; 8 — угловая извилина; 9 — теменно-затылочная борозда; 10 — затылочный полюс; 11 — нижняя височная извилина; 12 — средняя височная извилина; 13 — верхняя височная извилина; 14 — височный полюс; 15 — боковая (Сильвиева) борозда; 16 — нижняя лобная извилина; 17 — лобный полюс

corpus striatum, *amygdaloideum* и др.) формируются пластины поверхностно расположенных нейронов — кора (*cortex cerebri*), в которой, как принято считать, у человека сосредоточено не менее 70% всех нейронов ЦНС.

Нижнебоковые отделы конечного мозгового пузыря утолщаются очень рано (десятая неделя эмбриогенеза) за счет интенсивной локальной пролиферации без выраженной миграции. В результате образуются зачатки базальных ганглиев. Нейробласты коры формируются из ограниченных боковых частей конечного пузыря — матрикса, мигрируют через толщу к наружным боковым поверхностям и образуют как бы кайму, окружающую справа и слева стволовые структуры. Миграционные процессы имеют периодический характер, и клетки первой волны образуют внутренний слой коры, а последующие все более поверхностные. Далее нейробласты созревают, и происходит завершение **стратификации** коры: изменяется плотность клеток, их ориентация в отдельных слоях, меняется выраженность слоев в разных областях.

Наиболее интенсивно полушария начинают развиваться у плода после четвертого месяца. Наружные слои развиваются с большей скоростью, что обусловливает образование характерных складок — извилин (*gyrus*); происходит дифференциация по областям коры — участки, возникшие раньше, как бы подворачиваются внутрь, образуя структуры древней коры (*paleocortex*), а снаружи их накрывают, как «плащ», участки новой коры (*neocortex*). К моменту рождения на поверхности коры хорошо видны первичные борозды, разделяющие полушария на доли, и вторичные, определяющие внутридолевую топографию постоянных, видоспецифичных извилин. Третичные борозды, определяющие индивидуальную специфичность мозга, появляются после рождения в связи с формированием цитоархитектонических признаков отдельных зон, которое продолжается в среднем до 3 лет и полностью завершается к 12 годам. В результате образуется кора общей площадью около 2,5 тыс. см^2, толщиной до 5 мм, состоящая из 6 слоев нейронов разных морфологических типов, причем верхние являются наиболее «молодыми» в онтогенетическом плане, индивидуально специфичными и восприимчивыми к патогенным воздействиям, и именно их активность принято связывать с формированием новых навыков (см. также главу 14).

Верхние слои коры являются онтогенетически самыми «молодыми», индивидуально специфичными и наиболее восприимчивыми к патогенным воздействиям.

1.1.2. Структуры головного мозга человека

В результате описанных процессов формируется головной мозг человека — сложнейшее морфологическое образование, схематическое изображение структур которого представлено на рис. 1.2.

В заключение следует сказать, что ЦНС в значительной степени обособлена от окружающих тканей и органов тела и имеет собственную, специфическую внутреннюю среду. Головной и спинной мозг окружены системой защитных структур, в том числе тремя мозговыми оболочками. Наружная (*dura mater*), плотная и прочная, образует как бы герметизирующий чехол; внутренняя (*pia mater*), мягкая, сосудистая, содержит кровеносные сосуды, питающие мозг; и промежуточная (*arachnoidea mater*), в виде ажурной паутинки, разделяет их. Межоболочечное пространство и внутренние полости мозга (желудочки) заполнены спинномозго-

вой жидкостью (*liquor*), специфику и константность состава которой определяет сложный морфофункциональный комплекс клеточных структур, получивший общее название — «гематоэнцефалический барьер».

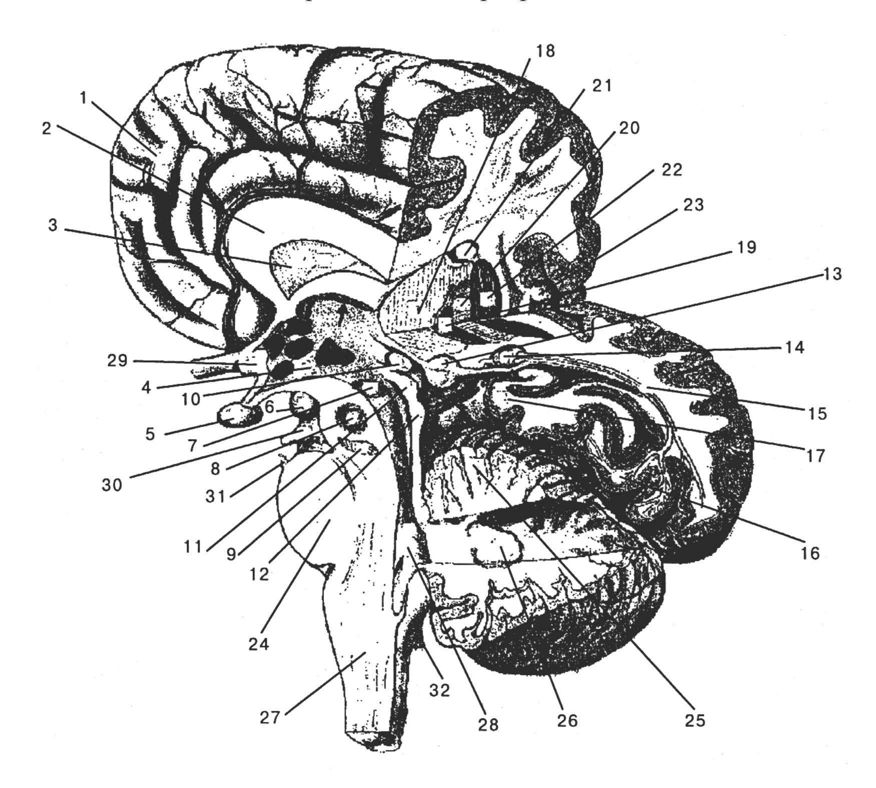


Рис. 1.2. Головной мозг (правое полушарие, частично удалены теменная, височная и затылочная области)

1 — медиальная поверхность лобной области правого полушария; 2 — мозолистое тело (***corpus callosum***); 3 — прозрачная перегородка (***septum pellucidum***); 4 — ядра гипоталамуса (***nuclei hypo-thalami***); 5 — гипофиз (***hypophisis***); 6 — мамилярное тело (***corpus mamillare***); 7 — субталамическое ядро (***nucleus subthalamicus***); 8 — красное ядро (***nucleus ruber***) (проекция); 9 — черная субстанция (***substantia nigra***) (проекция); 10 — шишковидная железа (***corpus pineale***); 11 — верхние бугорки четверохолмия (***colliculi superior tecti mesencephali***); 12 — нижние бугорки четверохолмия (***colliculi inferior tecti mesencephali***); 13 — медиальное коленчатое тело (МКТ) (***corpus geniculatum mediale***); 14 — латеральное коленчатое тело (ЛКТ) (***corpus geniculatum laterale***); 15 — нервные волокна, идущие от ЛКТ в первичную зрительную кору; 16 — шпорная извилина (***sulcus calcarinus***); 17 — гиппокампальная извилина (***girus hippocampalis***); 18 — таламус (***thalamus***); 19 — внутренняя часть бледного шара (***globus pallidus***); 20 — наружная часть бледного шара; 21 — хвостатое ядро (***nucleus caudatus***); 22 — скорлупа (***putamen***); 23 — островок (***insula***); 24 — мост (***pons***); 25— мозжечок (кора) (***cerebellum***); 26 — зубчатое ядро мозжечка (***nucleus dentatus***); 27— продолговатый мозг (***medulla oblongata***); 28 — четвертый желудочек (***ventriculus quartus***); 29 — зрительный нерв (***nervus opticus***); 30 — глазодвигательный нерв (***nervus oculomotoris***); 31 — тройничный нерв (***nervus trigeminus***); 32 — вестибулярный нерв (***nervus vestibularis***). Стрелкой обозначен свод

1.2. Нейрон. Его строение и функции

Мозг человека состоит из 10^{12} нервных клеток. Обычная нервная клетка получает информацию от сотен и тысяч других клеток и передает ее сотням и тысячам, а количество соединений в головном мозге превышает 10^{14}–10^{15}. Открытые более 150 лет тому назад в морфологических исследованиях Р. Дютроше, К. Эренберга и И. Пуркинье, нервные клетки не перестают привлекать к себе внимание исследователей. Как независимые элементы нервной системы они были открыты сравнительно недавно — в XIX в. Гольджи и Рамон-и-Кахал применили достаточно совершенные методы окраски нервной ткани и нашли, что в структурах мозга можно выделить клетки двух типов: нейроны и глию. Нейробиолог и нейроанатом Рамон-и-Кахал использовал метод окраски по Гольджи для тонкого анализа строения участков головного и спинного мозга. В результате была показана не только чрезвычайная сложность, но и высокая степень упорядоченности нервной системы. С тех пор появились новые методы исследования нервной ткани, позволяющие выполнить тонкий анализ ее строения. Например, использование гисторадиохимии выявляет сложнейшие связи между нервными клетками, что позволяет выдвигать принципиально новые предположения о построении нейронных систем.

Имеющая исключительно сложное строение, нервная клетка — это субстрат самых высокоорганизованных физиологических реакций, лежащих в основе способности живых организмов к дифференцированному реагированию на изменения внешней среды. К функциям нервной клетки относят передачу информации об этих изменениях внутри организма и ее запоминание на длительные сроки, создание образа внешнего мира и организацию поведения наиболее целесообразным способом, обеспечивающим живому существу максимальный успех в борьбе за свое существование.

Исследования основных и вспомогательных функций нервной клетки в настоящее время развились в большие самостоятельные области нейробиологии. Природа рецепторных свойств чувствительных нервных окончаний, механизмы межнейронной синаптической передачи нервных влияний, механизмы появления и распространения нервного импульса по нервной клетке и ее отросткам, природа сопряжения возбудительного и сократительного или секреторного процессов, механизмы сохранения следов в нервных клетках — все это кардинальные проблемы, в решении которых за последние десятилетия достигнуты большие успехи благодаря широкому внедрению новейших методов структурного, электрофизиологического и биохимического анализа.

1.2.1. Размер, форма и цвет нейронов

Размеры нейронов могут быть от 1 (размер фоторецептора) до 1000 мкм (размер гигантского нейрона у морского моллюска *Aplysia*). Форма нейронов также исключительно разнообразна. Наиболее ясно форма нейронов видна при приготовлении препарата полностью изолированных нервных клеток. Нейроны чаще всего имеют неправильную форму. Существуют нейроны, напоминающие «листик» или «цветок». Иногда поверхность клеток напоминает мозг — она имеет «борозды» и «извилины». Исчерченность мембраны нейронов увеличивает ее поверхность более чем в 7 раз.

В нервных клетках различимы тело и отростки. В зависимости от функционального назначения отростков и их количества различают клетки *униполярные* (монополярные) и *мультиполярные* (биполярные). Монополярные клетки имеют только один отросток — это аксон. Согласно классическим представлениям, у нейронов один аксон, по которому возбуждение распространяется от клетки. Согласно же наиболее новым результатам, полученным в электрофизиологических исследованиях с использованием красителей, которые могут распространяться от тела клетки и прокрашивать отростки, нейроны могут иметь более чем один аксон. Мультиполярные (биполярные) клетки имеют не только аксоны, но и дендриты. По дендритам сигналы от других клеток поступают к нейрону. Дендриты в зависимости от их локализации могут быть базальными (направленными вниз) и апикальными (направленными вверх). Дендритное дерево некоторых нейронов чрезвычайно разветвлено, а на дендритах находятся синапсы — структурно и функционально оформленные места контактов одной клетки с другой.

Какие клетки более совершенны — униполярные или биполярные? Униполярные нейроны могут быть определенным этапом в развитии биполярных клеток. У моллюсков, которые на эволюционной лестнице занимают далеко не верхний этаж, нейроны униполярные. Новыми гистологическими исследованиями показано, что даже у человека при развитии нервной системы клетки некоторых структур мозга из униполярных «превращаются» в биполярные. Подробное исследование онтогенеза и филогенеза нервных клеток убедительно показало, что униполярное строение клетки — вторичное явление и что во время эмбрионального развития можно шаг за шагом проследить постепенное превращение биполярных форм нервных клеток в униполярные. Рассматривать биполярный или униполярный тип строения нервной клетки как признак сложности строения нервной системы вряд ли верно.

Отростки-проводники придают нервным клеткам способность объединяться в нервные сети различной сложности, что является основой для создания из элементарных нервных клеток всех систем мозга. Для приведения в действие этого основного механизма и его использования нервные клетки должны обладать вспомогательными механизмами. Назначением одного из них является превращение энергии различных внешних воздействий в тот вид энергии, который может включить процесс электрического возбуждения. У рецепторных нервных клеток таким вспомогательным механизмом являются особые сенсорные структуры мембраны, позволяющие изменять ее ионную проводимость при действии тех или иных внешних факторов (механических, химических, световых). У большинства других нервных клеток — это хемочувствительные структуры тех участков поверхностной мембраны, к которым прилежат окончания отростков других нервных клеток (постсинаптические участки) и которые могут изменять ионную проводимость мембраны при взаимодействии с химическими веществами, выделяемыми нервными окончаниями. Возникающий при таком изменении локальный электрический ток является непосредственным раздражителем, включающим основной механизм электрической возбудимости. Назначение второго вспомогательного механизма — преобразование нервного импульса в процесс, который позволяет использовать принесенную этим сигналом информацию для запуска определенных форм клеточной активности.

Следующая внешняя характеристика нервных клеток — это их цвет. Он также разнообразен и может указывать на функцию клетки — например, нейроэндокринные клетки имеют белый цвет. Желтый, оранжевый, а иногда и коричневый цвет нейронов объясняется пигментами, которые содержатся в этих клетках. Размещение пигментов в клетке неравномерно, поэтому ее окраска различна по поверхности — наиболее окрашенные участки часто сосредоточены вблизи аксонного холмика. По-видимому, существует определенная взаимосвязь между функцией клетки, ее цветом и ее формой. Наиболее интересные данные об этом получены в исследованиях на нервных клетках моллюсков.

1.2.2. Синапсы

Биофизический и клеточно-биологический подход к анализу нейронных функций, возможность идентификации и клонирования генов, существенных для сигнализации, вскрыли тесную связь между принципами, которые лежат в основе синаптической передачи и взаимодействия клеток. В результате было обеспечено концептуальное единство нейробиологии с клеточной биологией.

Когда выяснилось, что ткани мозга состоят из отдельных клеток, соединенных между собой отростками, возник вопрос: каким образом совместная работа этих клеток обеспечивает функционирование мозга в целом? На протяжении десятилетий споры вызывал вопрос о способе передачи возбуждения между нейронами, т. е. каким путем она осуществляется: электрическим или химическим. К середине 1920-х гг. большинство ученых приняли точку зрения, что возбуждение мышц, регуляция сердечного ритма и других периферийных органов — результат воздействия химических сигналов, возникающих в нервах. Эксперименты английского фармаколога Г. Дейла и австрийского биолога О. Леви были признаны решающими подтверждениями гипотезы о химической передаче.

Усложнение нервной системы развивается по пути установления связей между клетками и усложнения самих соединений. Каждый нейрон имеет множество связей с клетками-мишенями. Эти мишени могут быть нейронами разных типов, нейросекреторными клетками или мышечными клетками. Взаимодействие нервных клеток в значительной мере ограничено специфическими местами, в которых могут происходить соединения, — это *синапсы*. Данный термин произошел от греческого слова «застегивать» и был введен Ч. Шеррингтоном в 1897 г. А на полвека раньше К. Бернар уже отмечал, что контакты, которые формируют нейроны с клетками-мишенями, специализированы, и, как следствие, природа сигналов, распространяющихся между нейронами и клетками-мишенями, каким-то образом изменяется в месте этого контакта. Критичные морфологические данные о существовании синапсов появились позже. Их получил С. Рамон-и-Кахал (1911), который показал, что все синапсы состоят из двух элементов — *пресинаптической* и *постсинаптической* мембран. Рамон-и-Кахал также предсказал существование третьего элемента синапса — *синаптической щели* (пространства между пресинаптическим и постсинаптическим элементами синапса). Совместная работа этих трех элементов и лежит в основе коммуникации между нейронами и процессами передачи синаптической информации. Сложные формы синаптических связей, формирующихся по мере развития мозга, составляют основу всех функций нервных клеток — от сенсорной перцепции до научения и памяти. Дефекты синаптической передачи лежат в основе многих заболеваний нервной системы.

Синаптическая передача через большую часть синапсов мозга опосредуется при взаимодействии химических сигналов, поступающих из пресинаптической терминали, с постсинаптическими рецепторами. В соответствии с общепринятой точкой зрения синапс передает информацию только в одном направлении: информация течет от пресинаптической к постсинаптической клетке, антероградно направленная передача информации обеспечивает финальный шаг в сформированных нейронных коммуникациях.

Анализ новых результатов заставляет предполагать, что существенная часть информации передается и ретроградно — от постсинаптического нейрона к пресинаптическим терминалям нерва. В некоторых случаях были идентифицированы молекулы, которые опосредуют ретроградную передачу информации. Это целый ряд веществ — от подвижных маленьких молекул окиси азота до больших полипептидов, таких как фактор роста нерва (фактор роста — это специфический белок, управляющий ростом нерва). Даже если сигналы, которые передают информацию ретроградно, различны по своей молекулярной природе, принципы, на основе которых эти молекулы действуют, могут быть сходными. Бидирекциональность передачи обеспечивается и в электрическом синапсе, в котором щель в соединительном канале формирует физическую связь между двумя нейронами, без использования нейромедиатора для передачи сигналов от одного нейрона на другой. Это позволяет осуществлять бидирекциональную передачу ионов и других маленьких молекул. Но реципрокная передача существует также в дендро-дендритных химических синапсах, где оба элемента имеют приспособления для высвобождения передатчика и ответа. Эти формы передачи часто трудно дифференцировать в сложных сетях мозга, поэтому случаев бидирекциональной синаптической коммуникации может оказаться значительно больше, чем это кажется сейчас.

> Существенная часть информации передается ретроградно — от постсинаптического нейрона к пресинаптическим терминалям.

Бидирекциональная передача сигналов в синапсе играет важную роль в любом из трех основных аспектов работы нервной сети: синаптической передаче, пластичности синапсов и созревании синапсов во время развития. *Пластичность* синапсов — это основа для формирования связей, которые создаются при развитии мозга и при научении. В обоих случаях требуется ретроградная передача сигналов от пост- к пресинаптической клетке, сетевой эффект которой заключается в том, чтобы сохранить или потенциировать активные синапсы. Ансамбль синапсов вовлекает координированное действие протеинов, высвобождаемых из пре- и постсинаптической клетки. Первичная функция белков состоит в том, чтобы индуцировать биохимические компоненты, необходимые для высвобождения передатчика из пресинаптической терминали, а также для того, чтобы организовать устройство для передачи внешнего сигнала постсинаптической клетке.

1.2.3. Электрическая возбудимость

Все функции, свойственные нервной системе, связаны с наличием у нервных клеток структурных и функциональных особенностей, которые обеспечивают возможность генерации под влиянием внешнего воздействия особого сигнального процесса — нервного импульса. Основными свойствами импульса являются незатухающее распространение вдоль клетки, возможность передачи сигнала в необ-

ходимом направлении и воздействие с его помощью на другие клетки. Способность к генерации нервной клеткой распространяющегося нервного импульса определяется особым молекулярным устройством поверхностной мембраны, позволяющим воспринимать изменения проходящего через нее электрического поля, изменять практически мгновенно свою ионную проводимость и создавать за счет этого трансмембранный ионный ток, используя в качестве движущей силы постоянно существующие между вне- и внутриклеточной средой ионные градиенты.

Комплекс процессов, объединяемых под общим названием «механизм электрической возбудимости», является яркой функциональной характеристикой нервной клетки.

Этот комплекс процессов, объединяемых под общим названием *механизм электрической возбудимости*, является яркой функциональной характеристикой нервной клетки. Возможность направленного распространения нервного импульса обеспечивается наличием у нервной клетки ветвящихся отростков, нередко простирающихся на значительные расстояния от ее сомы и обладающих в области своих окончаний механизмом передачи сигнала через межклеточную щель на последующие клетки.

Применение микроэлектродной техники позволило выполнить тонкие измерения, характеризующие основные электрофизиологические характеристики нервных клеток. Измерения показали, что каждая нервная клетка имеет отрицательный заряд, величина которого равна 40–65 мВ. Главное отличие нервной клетки от любой другой заключается в том, что она способна быстро изменять величину заряда вплоть до противоположного. Критический уровень деполяризации нейрона, при достижении которого возникает быстрый разряд, называется **порогом генерации потенциала действия (ПД)**. Длительность потенциала действия различна у позвоночных и беспозвоночных животных — у позвоночных она равна 0,1 мс, а у беспозвоночных 1–2 мс. Серия потенциалов действия, распределенных во времени, является основой для пространственно-временного кодирования.

Внешняя мембрана нейронов чувствительна к действию специальных веществ, которые выделяются из пресинаптической терминали, — к нейромедиаторам. В настоящее время идентифицировано около 100 веществ, которые выполняют эту функцию. На внешней стороне мембраны расположены специализированные белковые молекулы — **рецепторы**, которые и взаимодействуют с нейромедиатором. В результате происходит открытие каналов специфической ионной проницаемости — только определенные ионы могут массированно проходить в клетку после действия медиатора. Развивается локальная деполяризация, или гиперполяризация, мембраны, которая называется *постсинаптическим потенциалом* (ПСП). ПСП могут быть возбудительными (ВПСП) и тормозными (ТПСП). Амплитуда ПСП может достигать 20 мВ.

1.2.4. Пейсмекер

Один из удивительных видов электрической активности нейронов, регистрируемой внутриклеточным микроэлектродом, — это *пейсмекерные потенциалы*. А. Арванитаки и И. Халазонитис (1955) впервые описали ритмические потенциалы нервной клетки, не связанные с поступлением к ней синаптических влияний. Эти колебания в ряде случаев приобретают такой размах, что превышают критический уровень потенциала, необходимый для активации механизма электрической

возбудимости. Наличие в соме клетки таких волн мембранного потенциала было обнаружено на нейронах моллюсков. Они были расценены как проявление спонтанной, или ауторитмической, активности, имеющей эндогенное происхождение.

Аналогичные ритмические колебания были затем описаны во многих типах нейронов. Способность к длительной ритмической активности сохраняется у некоторых клеток в течение длительного времени после полного их выделения. Следовательно, в ее основе действительно лежат эндогенные процессы, приводящие к периодическому изменению ионной проницаемости поверхностной мембраны. Важную роль играют изменения ионной проницаемости мембраны под действием некоторых цитоплазматических факторов, например системы обмена циклических нуклеотидов. Изменения активности этой системы при действии на соматическую мембрану некоторых гормонов или других внесинаптических химических влияний могут модулировать ритмическую активность клетки (эндогенная модуляция).

Способность к длительной ритмической активности сохраняется у некоторых нейронов в течение длительного времени после полной их изоляции.

Запускать генерацию колебаний мембранного потенциала могут синаптические и внесинаптические влияния. Л. Тауц и Г. М. Гершенфельд [1960] обнаружили, что соматическая мембрана нейронов моллюсков, не имеющая на своей поверхности синаптических окончаний, обладает высокой чувствительностью к медиаторным веществам и, следовательно, имеет молекулярные хемоуправляемые структуры, свойственные постсинаптической мембране. Наличие внесинаптической рецепции показывает возможность модуляции пейсмекерной активности диффузным действием выделяющихся медиаторных веществ.

Эндогенный пейсмекерный потенциал превращает нейрон из сумматора синаптических потенциалов в генератор.

Сложившаяся концепция о двух типах мембранных структур — электровозбудимой и электроневозбудимой, но химически возбудимой, заложила основу представлений о нейроне как о пороговом устройстве, обладающем свойством суммации возбуждающих и тормозных синаптических потенциалов. Принципиально новое, что вносит эндогенный пейсмекерный потенциал в функционирование нейрона, заключается в следующем: пейсмекерный потенциал превращает нейрон из сумматора синаптических потенциалов в генератор. Представление о нейроне как об управляемом генераторе заставляет по-новому взглянуть на организацию многих функций нейрона.

Пейсмекерными потенциалами в собственном смысле этого слова называют близкие к синусоидальным колебания частотой 0,1–10 Гц и амплитудой 5–10 мВ. Именно эта категория эндогенных потенциалов, связанных с активным транспортом ионов, образует механизм внутреннего генератора нейрона, обеспечивающего периодическое достижение порога генерации ПД в отсутствие внешнего источника возбуждения. В самом общем виде нейрон состоит из *электровозбудимой мембраны*, *химически возбудимой мембраны* и *локуса генерации пейсмекерной активности*. Именно пейсмекерный потенциал, взаимодействующий с хемовозбудимой и электровозбудимой мембраной, делает нейрон устройством со «встроенным» управляемым генератором.

Если локальный потенциал является частным случаем механизма генерации ПД, то пейсмекерный потенциал принадлежит к особому классу потенциалов —

электрогенному эффекту активного транспорта ионов. Особенности ионных механизмов электрической возбудимости соматической мембраны лежат в основе важных свойств нервной клетки, в первую очередь ее способности генерировать ритмические разряды нервных импульсов. Электрогенный эффект активного транспорта возникает в результате несбалансированного переноса ионов в разных направлениях. Например, в результате активного вывода ионов натрия возникает гиперполяризационный постоянный потенциал. Дополнительное включение активного насоса ионов натрия создает фазические медленные волны гиперполяризации (негативные отклонения от уровня мембранного потенциала покоя), обычно возникающие вслед за высокочастотной группой ПД, которая приводит к избыточному накоплению натрия в нейроне.

Несомненно, что некоторые из компонентов механизма электрической возбудимости соматической мембраны, а именно электроуправляемые *кальциевые каналы*, вместе с тем являются фактором, сопрягающим мембранную активность с цитоплазматическими процессами, в частности с процессами протоплазматического транспорта и нервной трофики. Детальное выяснение этого важного вопроса требует дальнейшего экспериментального изучения.

Пейсмекерный механизм, будучи эндогенным по происхождению, может активироваться и инактивироваться на длительное время в результате афферентных воздействий на нейрон. Пластические реакции нейрона могут обеспечиваться изменениями эффективности синаптической передачи и возбудимости пейсмекерного механизма.

Пейсмекерный потенциал является компактным способом передачи внутринейронной генетической информации. Приводя к генерации ПД, он обеспечивает возможность выхода эндогенных сигналов на другие нейроны, в том числе и эффекторные, обеспечивающие реакцию. Тот факт, что генетическая программа включает звено управления пейсмекерным потенциалом, позволяет нейрону реализовывать последовательность своих генетических программ. Наконец, пейсмекерный потенциал в той или иной степени может подвергаться синаптическим влияниям. Этот путь позволяет интегрировать генетические программы с текущей активностью, обеспечивая гибкое управление последовательными программами. Пластические изменения пейсмекерного потенциала еще больше расширяют возможность приспособления наследственно фиксированных форм к потребностям организма. Пластические изменения развиваются в этом случае не в геноме, а на пути выхода наследственной программы на реализацию (на уровне генерации ПД).

Дополнительная литература

Анатомия человека / Под ред. М. Р. Сапина. 5-е изд. М.: Медицина, 2001. Т. 2.

Савельев С. В., Негашева М. А. Практикум по анатомии мозга человека. М.: Веди, 2001.

Хрестоматия по анатомии ЦНС / Под ред. Л. К. Хлудовой. М.: Российское психологическое общество, 1998.

Шульговский В. В. Основы нейрофизиологии. М.: Аспект-Пресс, 2000.

Глава 2

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Физиологические процессы, как правило, скрыты от внешнего наблюдения, поэтому они длительное время оставались вне области интересов психологов, занимавшихся в основном исследованием доступных для прямого наблюдения проявлений поведения человека. Однако многие модели психической деятельности человека носили бы чисто умозрительный характер, а психология оставалась бы «безмозглой», если бы психологи не заинтересовались нейрофизиологическими процессами, лежащими в основе исследуемой ими реальности (В. Б. Швырков).

> Психология оставалась бы «безмозглой», если бы психологи не заинтересовались нейрофизиологическими процессами, лежащими в основе исследуемой ими реальности.

> Электрические потенциалы отражают физико-химические следствия обмена веществ, сопровождающие все основные жизненные процессы в нервных и мышечных клетках.

С другой стороны, в нейрофизиологии постоянно возникала потребность описать организацию физиологических процессов в терминах, определяемых в психологических концепциях и теориях. Происходило и происходит взаимное обогащение двух наук о человеке как теоретическими разработками, так и экспериментальными методами (см. предисловие). Что же дает изучение физиологических показателей работы нервной системы?

Во-первых, в силу своей объективности физиологические показатели становятся надежными элементами, используемыми при описании изучаемого поведения. Во-вторых, они позволяют экспериментаторам включить в сферу своих исследований скрытые для прямого наблюдения проявления активности организма, лежащие в основе поведения. Помимо более полного объективного описания явлений в основе обращения к физиологическим показателям лежит стремление многих психологов объяснить психологические явления на органической основе.

В психофизиологии основными методами регистрации физиологических процессов являются электрофизиологические методы. В физиологической активности клеток, тканей и органов особое место занимает электрическая составляющая. Электрические потенциалы отражают физико-химические следствия обмена веществ, сопровождающие все основные жизненные процессы в нервных и мышечных клетках, и поэтому являются исключительно надежными, универсальными и точными показателями течения любых физиологических процессов.

Надежность электрических показателей по сравнению с другими особенно демонстративна, когда они оказываются единственным средством обнаружения из-

менений в поведении и деятельности. Единообразие потенциалов действия в нервной клетке, нервном волокне, мышечной клетке как у человека, так и у животных говорит об *универсальности* этих показателей. *Точность* электрических показателей, т. е. их временное и динамическое соответствие физиологическим процессам, основана на быстрых физико-химических механизмах генерации потенциалов, являющихся неотъемлемым компонентом физиологических процессов в нервной или мышечной структуре.

К перечисленным преимуществам электрических показателей физиологической активности следует добавить и неоспоримые технические удобства их регистрации: помимо специальных электродов для этого достаточно универсального усилителя биопотенциалов, который скоммутирован с компьютером, имеющим соответствующее программное обеспечение. И, что важно для психофизиологии, большую часть этих показателей можно регистрировать, никак не вмешиваясь в изучаемые процессы и не травмируя объект исследования.

К наиболее широко используемым методам относятся: регистрация импульсной активности нервных клеток; регистрация электрической активности кожи; электроэнцефалография, электроокулография, электромиография и электрокардиография. В последнее время в психофизиологию внедряются новые методы регистрации электрической активности мозга — магнитоэнцефалография, изотопный метод (позитронно-эмиссионная томография) и ядерная магнитная резонансная томография (или интроскопия) (ЯМРИ).

2.1. Регистрация импульсной активности нервных клеток

Изучение активности нервных клеток, или нейронов, как целостных морфологических и функциональных единиц нервной системы, безусловно, остается базовым направлением в психофизиологии. Одним из показателей активности нейронов являются потенциалы действия — электрические импульсы длительностью несколько миллисекунд и амплитудой до нескольких милливольт. Современные технические возможности позволяют регистрировать **импульсную активность** нейронов у животных в свободном поведении и, таким образом, сопоставлять эту активность с различными поведенческими показателями. В редких случаях в условиях нейрохирургических операций исследователям удается зарегистрировать импульсную активность нейронов у человека.

> Современные технические возможности позволяют регистрировать импульсную активность нейронов у животных в свободном поведении.

Поскольку нейроны имеют небольшие размеры (несколько десятков микрон), то и регистрация их активности осуществляется с помощью подводимых вплотную к ним специальных отводящих микроэлектродов. Свое название они получили потому, что диаметр их регистрирующей поверхности составляет около одного микрона. Микроэлектроды бывают металлическими и стеклянными. Металлический микроэлектрод представляет собой стержень из специальной высокоомной изолированной проволоки с заточенным особым способом регистрирующим кончиком. Стеклянный микроэлектрод — трубочка (диаметр около 1 мм), вытянутая из специального стекла, пирекса,

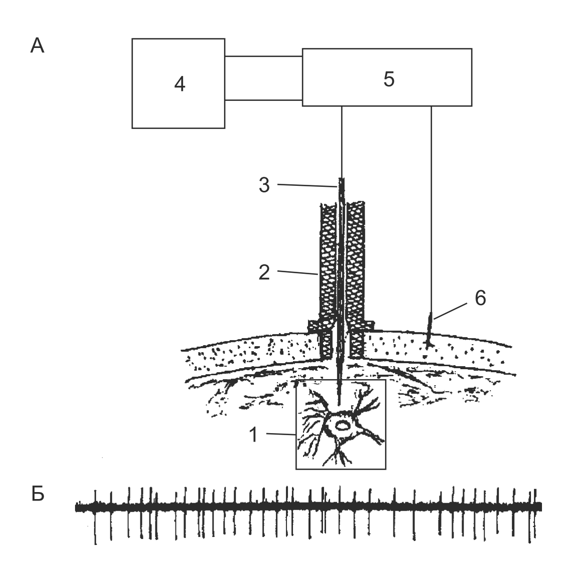


Рис. 2.1. А — принципиальная схема регистрации импульсной активности нейрона; Б — пример записи импульсной активности нейрона (нейронограмма): 1 — нейрон (увеличен) и кончик отводящего электрода; 2 — микроманипулятор (в разрезе); 3 — микроэлектрод с отводящим проводом; 4 — монитор и записывающее устройство; 5 — усилитель; 6 — индифферентный электрод

с тонким незапаянным кончиком, заполненная раствором электролита. Электрод фиксируется в специальном микроманипуляторе, укрепленном на черепе животного, и коммутируется с усилителем. С помощью микроманипулятора электрод через отверстие в черепе пошагово вводят в мозг. Длина шага составляет несколько микрон, что позволяет подвести регистрирующий кончик электрода очень близко к нейрону, не повреждая его (рис. 2.1, А). Подведение электрода к нейрону осуществляется либо вручную, и в этом случае животное должно находиться в состоянии покоя, либо автоматически на любом этапе поведения животного. Усиленный сигнал поступает на монитор и записывается на магнитную ленту или в память ЭВМ. При «подходе» кончика электрода к активному нейрону экспериментатор видит на мониторе появление импульсов, амплитуда которых при дальнейшем осторожном продвижении электрода постепенно увеличивается. Когда амплитуда импульсов начинает значительно превосходить фоновую активность мозга, электрод больше не подводят, чтобы исключить возможность повреждения мембраны нейрона. Пример импульсной активности нейрона, зарегистрированной у кролика, находящегося в условиях свободного поведения, представлен на рис. 2.1, Б.

2.2. Электроэнцефалография

Среди методов электрофизиологического исследования ЦНС человека наибольшее распространение получила регистрация колебаний электрических потенциалов мозга с поверхности черепа — электроэнцефалография. В электроэнцефалограмме отражаются только низкочастотные биоэлектрические процессы длительностью от 10 мс до 10 мин. Предполагается, что электроэнцефалограмма (ЭЭГ) в каждый момент времени отражает суммарную электрическую активность клеток мозга. Но окончательно вопрос о происхождении ЭЭГ не решен. ЭЭГ регистрируют с помощью наложенных на кожную поверхность головы (скальп) отводящих электродов, скоммутированных в единую цепь со специальной усилительной

техникой. Увеличенные по амплитуде сигналы с выхода усилителей можно записать на магнитную ленту или в память компьютера для последующей статистической обработки. Для минимизации контактного сопротивления между электродом и скальпом на месте наложения электрода тщательно раздвигают волосы, кожу обезжиривают раствором спирта и между электродом и кожей кладут специальную электропроводную пасту-гель. Для исключения электрохимических процессов на границе электрод — электролит (паста), приводящих к собственным электрическим потенциалам, поверхность электродов покрывают электропроводными неполяризующимися составами, например хлорированным серебром. В норме контактное сопротивление не должно превышать 3–5 кОм.

Предполагается, что ЭЭГ в каждый момент времени отражает суммарную электрическую активность клеток мозга.

Как любые электрические потенциалы, ЭЭГ всегда измеряется между двумя точками. Существуют два способа регистрации ЭЭГ — *биполярный* и *монополярный*. При биполярном отведении регистрируется разность потенциалов между двумя активными электродами. Этот метод применяется в клинике для локализации патологического очага в мозге, но он не позволяет определить, какие колебания возникают под каждым из двух электродов и каковы их амплитудные характеристики. В психофизиологии общепринятым считается метод монополярного отведения. При монополярном методе отведения регистрируется разность потенциалов между различными точками на поверхности головы по отношению к какой-то одной индифферентной точке. В качестве индифферентной точки берут такой участок на голове или лице, на котором какие-либо электрические процессы минимальны и их можно принять за ноль: обычно это — мочка уха или сосцевидный отросток височной кости черепа. В этом случае с электрода, наложенного на скальп, регистрируются изменения потенциала с определенного участка мозга.

Отводящие электроды можно накладывать на самые разные участки поверхности головы с учетом проекции на них тех или иных областей головного мозга. На заре применения ЭЭГ исследователи так и делали, но при этом они обязательно представляли в своих отчетах и публикациях координаты расположения электродов. Однако потребность сопоставления электроэнцефалографических результатов, полученных у людей с разными размерами головы в разных лабораториях и в разных странах, привела к созданию единой стандартной системы наложения электродов, получившей название **системы «10–20»** [Jasper, 1958].

В соответствии с этой системой у испытуемого делают три измерения черепа (рис. 2.2): а) продольный размер черепа — измеряют расстояние по черепу между точкой перехода лобной кости в переносицу (назион) и затылочным бугром; б) поперечный размер черепа — измеряют расстояние по черепу через макушку (вертекс) между наружными слуховыми проходами обоих ушей; в) длину окружности головы, измеренной по этим же точкам. (Подробно правила расчета см.: «Методы исследования в психофизиологии», 1994, с. 10–12.) Измеренные расстояния разделяют на интервалы, причем длина каждого интервала, начинающегося от точки измерения, составляет 10%, а остальные интервалы составляют 20% от соответствующего размера черепа. Имея эти основные размеры, поверхность черепа можно разметить в виде сетки, на пересечении линий которой накладываются электроды (см. рис. 2.2). Электроды, расположенные по средней линии, от-

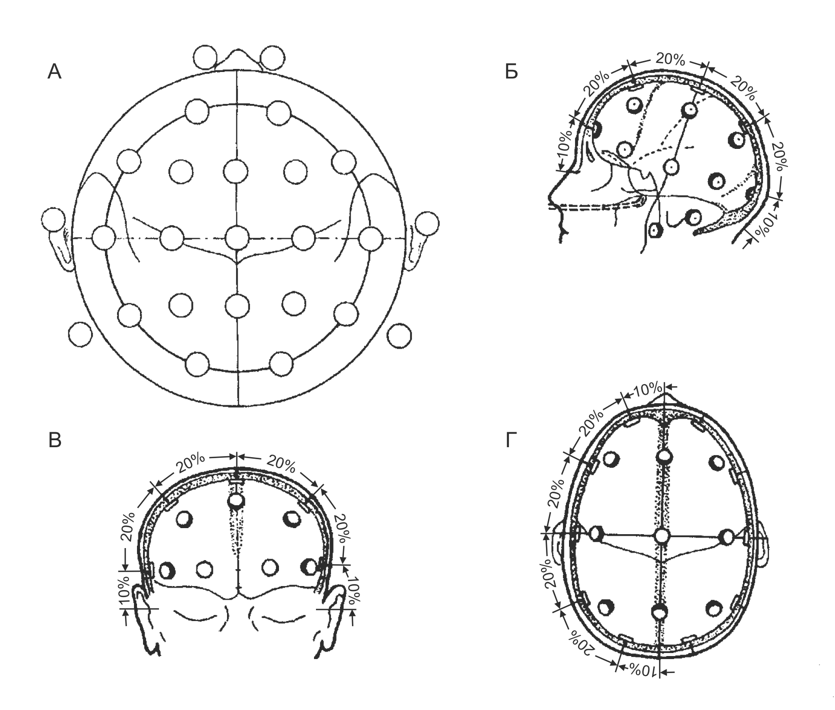


Рис. 2.2. Схема расположения электроэнцефалографических электродов на скальпе (Jasper, 1958): А — вид сверху; Б — вид сбоку справа; В — вид спереди; Г — вид сверху

мечаются индексом Z; отведения на левой половине головы имеют нечетные индексы, на правой — четные. Отведения в системе «10–20»: фронтальные (лобные) F_1, F_2, F_3, F_4, F_z; центральные C_1, C_2, C_3, C_4, C_z; париетальные (теменные) P_1, P_2, P_3, P_4, P_z; темпоральные (височные) T_1, T_2, T_3, T_4, T_5, T_6; окципитальные (затылочные) O_1, O_2, O_z и лобные полюса Fp_1 и Fp_2.

В системе расположения электродов «10–10», которая является модификацией системы «10–20», количество отведений увеличено; эта система предусматривает установку дополнительных электродов, смещенных по отношению к положению электродов в системе «10–20» вперед (обозначаются ') или назад (''), например, отведение C_1' в системе «10–10» находится кпереди от отведения C в системе «10–20».

> Альфа-ритм наблюдается в состоянии спокойного бодрствования, медитации и длительной монотонной деятельности.

ЭЭГ продолжает оставаться сложным для расшифровки показателем мозговой активности. При некоторых состояниях субъекта в этом сложном колебательном процессе можно визуально выделить ритмические колебания определенной частоты (рис. 2.3). **Альфа-ритм** — наиболее часто встречающийся ритм, который состоит из волн правильной, почти синусоидальной формы, с частотой от 8 до 13 Гц у разных лиц и с амплитудой 50–100 мкВ. Наблюдается он в состоянии спокойного бодрствования, медитации и длительной монотонной деятельности. В первую очередь появляется в затылочных областях, где он наиболее выражен, и может периодически распространяться на другие области мозга. Часто амплитуда колебания аль-

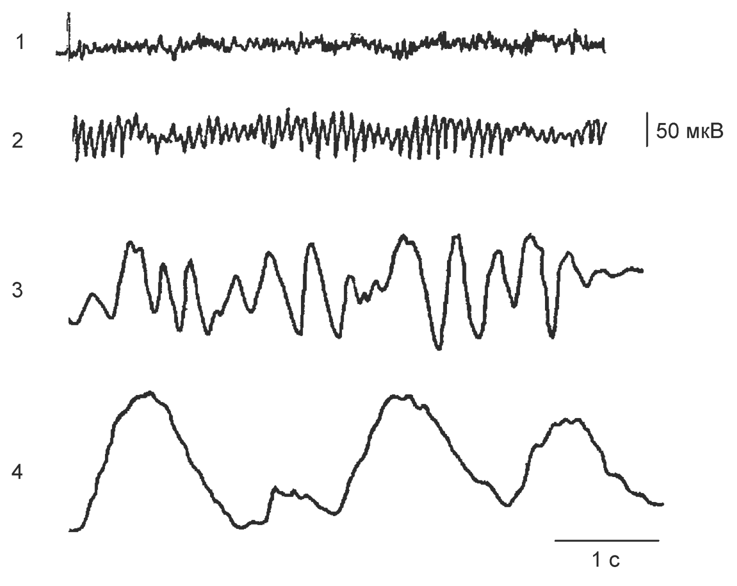


Рис. 2.3. Основные ритмы электроэнцефалограммы: 1 — бета-ритм; 2 — альфа-ритм; 3 — тета-ритм; 4 — дельта-ритм

фа-ритма постепенно увеличивается, а затем уменьшается. Этот феномен получил название *веретено альфа-ритма*. Длительность веретен составляет от долей секунды до нескольких секунд. Если испытуемого отвлечь каким-либо раздражителем, то этот ритм десинхронизируется, т. е. заменяется низкоамплитудной высокочастотной ЭЭГ. Этот феномен в литературе обозначается терминами **реакция активации**, пробуждения или десинхронизации. По некоторым данным, у слепых людей с врожденной или многолетней слепотой, а также при сохранности только светоощущения альфа-ритм отсутствует. Исчезновение альфа-ритма наблюдалось в случае атрофии зрительного нерва. Отсюда предполагается, что альфа-ритм совпадает с наличием предметного зрения. **Мю-ритм** (роландический или аркообразный) регистрируется в роландической борозде. Мю-ритм близок по частоте и амплитуде к альфа-ритму, но отличается формой волн, имеющих округленные вершины и поэтому похожих на арки; встречается редко. Связан с тактильным и проприоцептивным раздражением и воображением движения. Выражен у слепых, компенсирующих потерю зрения развитием тактильного и двигательного исследования среды. **Каппа-ритм** сходен по частоте с альфа-ритмом, регистрируется в височной области при подавлении альфа-ритма в других областях в процессе умственной деятельности. Альфа-, мю- и каппа-ритмы относят к одной частотной категории ритмов ЭЭГ.

Бета-ритм резко усиливается при различных видах интенсивной деятельности, наблюдается во время парадоксальной фазы сна.

Бета-ритм — колебания в диапазоне от 14 до 30 Гц с амплитудой 5–30 мкВ. Распространен во всех областях мозга во время различных видов интенсивной деятельности. Наблюдается во время парадоксальной фазы сна.

Гамма-ритм — колебания потенциалов в диапазоне выше 30 Гц. Амплитуда этих колебаний не превышает 15 мкВ и обратно пропорциональна частоте.

Гамма-ритм наблюдается при решении задач, требующих максимального сосредоточения внимания и при обучении.

Тета-ритм связан с поисковым поведением, усиливается при эмоциональном напряжении.

Дельта-ритм возникает при естественном и наркотическом сне.

Наблюдается при решении задач, требующих максимального сосредоточения внимания и при обучении.

Тета-ритм имеет частоту 4–8 Гц и амплитуду от 20 до 100 мкВ (и даже более). Наиболее выражен в гиппокампе. Связан с поисковым поведением, с выбором действий, усиливается при эмоциональном напряжении.

Дельта-ритм состоит из высокоамплитудных (сотни микровольт) волн частотой 1–4 Гц. Возникает при естественном и наркотическом сне, при мозговой коме, а также наблюдается при регистрации ЭЭГ от участков коры, граничащих с областью, пораженной опухолью. **Сверхмедленные потенциалы коры** имеют период колебаний от нескольких секунд до нескольких часов и амплитуду от сотен микровольт до десятков милливольт. Регистрируются специальными усилителями постоянного тока. Условно их разделяют на 5 групп в соответствии с периодом (Т) колебаний: секундные (T = 3–10 с), декасекундные (T = 15–60 с), минутные (T = 2–9 мин), декаминутные (T = 10–20 мин) и часовые (T = 0,5–1,5 ч). Наблюдаются при бодрствовании, сне, повторных предъявле-ниях проб на объем оперативной памяти, патологиях мозга, действии некоторых фармакологических веществ.

Однако описанные ритмы довольно редко встречаются в чистом виде в реальном психофизиологическом эксперименте; когда испытуемый вовлечен в определенный вид деятельности, его ЭЭГ представляет постоянно меняющуюся по амплитуде и частоте кривую. В настоящее время выпускаются самые разнообразные пакеты программ для анализа ЭЭГ на персональных компьютерах. Мы не будем здесь подробно останавливаться на методах анализа ЭЭГ, так как эта проблема требует специального обсуждения. Отметим лишь, что можно выделить два направления в анализе ЭЭГ у субъекта, выполняющего определенный вид деятельности. Одно из них — это сопоставление описанных ритмов ЭЭГ или ее частотного спектра, выявляющего выраженность альфа-, бета-, тета- или каппа-ритмов, с текущей деятельностью (решение задач, счет в уме, выполнение ассоциативных тестов, мысленное представление зрительных или слуховых ощущений, выполнение задач на объем кратковременной памяти и т. д.). Сюда же можно отнести и выявление особенностей того или иного ритма ЭЭГ и их сопоставление с индивидуальной способностью выполнять определенный психологический тест, причем проведение этих исследований может быть разделено во времени.

В рамках другого направления ЭЭГ описывается на основе прямого сопоставления тех или иных ее компонентов с реально развивающимися этапами экспериментально контролируемой деятельности. Одним из примеров подобного подхода является сопоставление амплитудно-временных характеристик компонентов, связанных с событием потенциалов (ССП), с выделяемыми характеристиками реализующегося в это время поведения.

Важное значение в изучении активности мозга имеет сравнительный анализ биоэлектрических потенциалов, регистрируемых одновременно в разных областях мозга. Так, в школе М. Н. Ливанова впервые был обнаружен феномен развития пространственной синхронизации потенциалов в диапазоне определенного

ритма (чаще тета-ритма) при формировании поведенческого навыка у животных и у человека при различных психологических тестах. В настоящее время компьютерные программы просчитывают амплитуды ЭЭГ в каждом частотном диапазоне — альфа-, бета-, тета- и дельта-ритмов для каждого отведения. Цифровые данные в виде черно-белых или цветных шкал переносятся на соответствующие

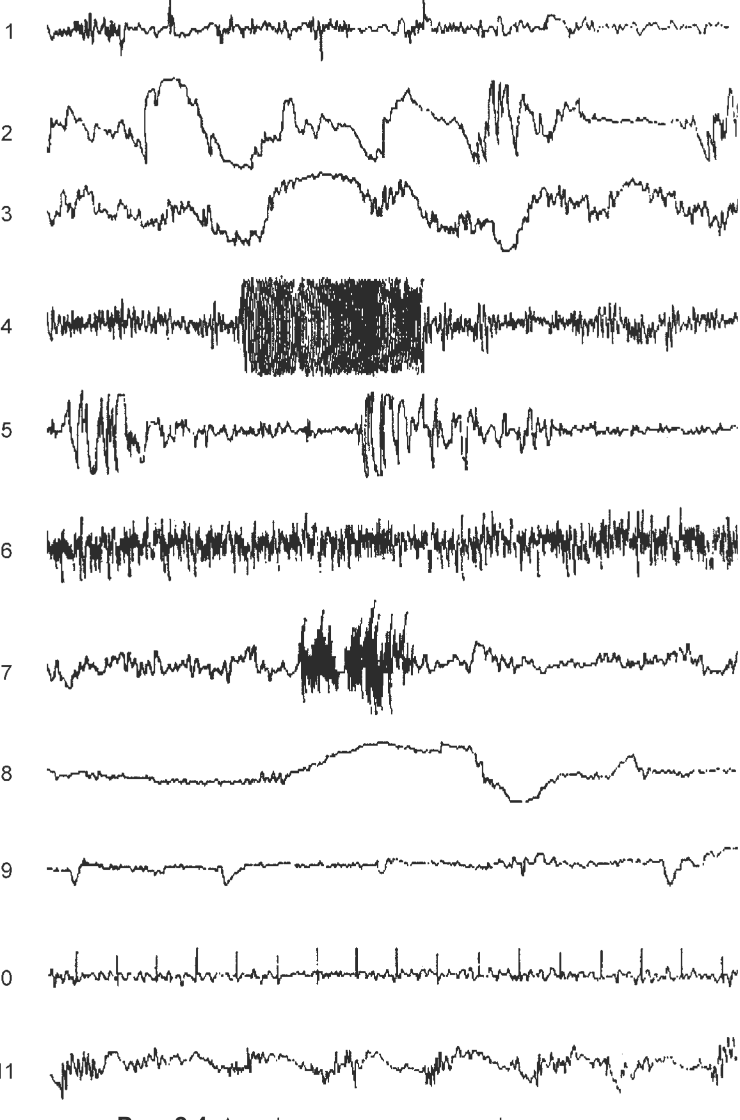


Рис. 2.4. Артефакты на электроэнцефалограмме

1, 2, 3 — электродные артефакты; 4 — посторонние электрические помехи; 5 — артефакты, вызванные движением испытуемого; 6, 7 — мышечные потенциалы, вызванные напряжением мышц корпуса и сморщиванием лба соответственно; 8 — кожные потенциалы; 9 — моргание; 10 — электрокардиограмма на фоне электроэнцефалограммы; 11 — пульсовые волны

места на черепе, откуда потенциалы были зарегистрированы, что дает наглядное представление о том, в каких частях мозга и в какой степени выражены та или иная частота колебаний или тот или иной потенциал.

Артефакты (рис. 2.4). При записи ЭЭГ могут регистрироваться электрические процессы, не связанные с активностью мозга. Их называют артефактами. Все артефакты можно разделить на технические и биологические.

При удовлетворительном состоянии усилительной и регистрирующей техники и при соблюдении всех правил регистрации электрофизиологических показателей *технические артефакты*, как правило, связаны с неудовлетворительным контактом отводящих электродов с кожными покровами головы, в результате чего контактное сопротивление резко возрастает, а это приводит к снижению электрического сигнала на входе усилителя и увеличению амплитуды сигналов, наводящихся на электроды от внешних источников. В этих случаях при регистрации ЭЭГ чаще всего наблюдается синусоидальная кривая с частотой 50 Гц (наводка переменного тока), осложненная низкоамплитудными биопотенциалами. Сходная артефактная картина имеет место при отсутствии заземления испытуемого. Все технические артефакты относительно легко устранимы. *Биологические артефакты* появляются в ЭЭГ от других источников организма и в большинстве случаев неустранимы техническими средствами. К этим артефактам относятся артефакты от движения глаз, которые больше всего выражены в передних областях мозга, и активности скелетных мышц, особенно жевательных и мимических. Избавиться от «глазных» и «мышечных» артефактов можно только изменением условий проведения эксперимента, исключающих постоянные движения глаз и мышечную активность, а также специальным инструктированием испытуемого. Иногда на ЭЭГ «пробивает» электрокардиограмма. В этом случае нужно проверить сопротивление на электродах.

Следует лишь отметить, что и методы получения определенных феноменов в ЭЭГ, и методы анализа ЭЭГ определяются задачей исследования и методологией, которой придерживается тот или иной исследователь.

2.3. Магнитоэнцефалография

Активность мозга всегда представлена синхронной активностью большого количества нервных клеток, сопровождаемой слабыми электрическими токами, которые создают магнитные поля. Регистрация этих полей неконтактным способом позволяет получить так называемую **магнитоэнцефалограмму (МЭГ)**. МЭГ регистрируют с помощью высокочувствительных к электромагнитным полям датчиков. Предполагается, что если ЭЭГ больше связана с радиальными по отношению к поверхности коры головного мозга источниками тока (диполями), что имеет место на поверхности извилин, то МЭГ больше связана с тангенциально направленными источниками тока, имеющими место в корковых областях, образующих борозды (рис. 2.5). Если исходить из того, что площадь коры головного мозга в бороздах и на поверхности извилин приблизительно одинакова, то несомненно, что значимость магнитоэнцефалографии при изучении активности мозга сопоставима с электроэнцефалографией. Как следует из рис. 2.5, электрическое и магнитное поля взаимоперпендикулярны, поэтому при одновременной регистрации обоих полей можно получить взаимодополняющую информацию об исходном источни-

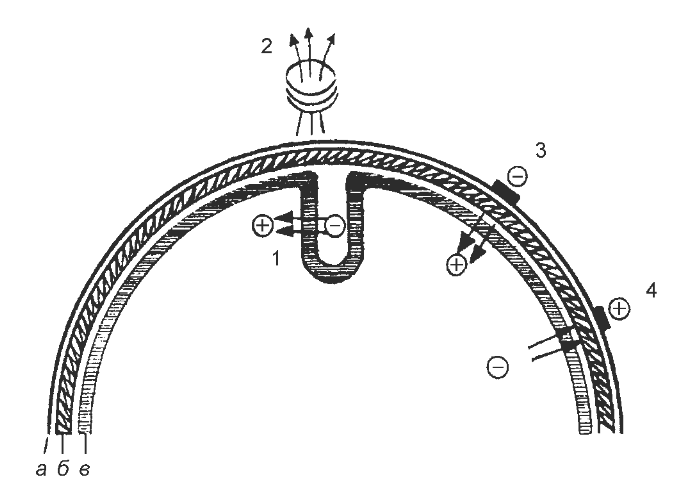


Рис. 2.5. Схема магнитных и электрических полей головного мозга

1 — тангенциальное к поверхности скальпа направление тока в борозде создает магнитное поле (2), улавливаемое магнетометром, перпендикулярное положению электрического диполя; 2 — направление силовых линий магнитного поля определяется «правилом правой руки», ладонная поверхность разогнутой кисти которой обращена к объекту: когда ток течет в направлении большого пальца правой руки, линии магнитного поля следуют в направлении остальных пальцев; 3 и 4 — электрические поля (диполи), регистрируемые электроэнцефалографическим методом; *а* — скальп; *б* — череп; *в* — кора головного мозга

ке генерации тех или иных потенциалов. МЭГ может быть представлена в виде профилей магнитных полей на поверхности черепа либо в виде кривой линии, отражающей частоту и амплитуду изменения магнитного поля в определенной точке скальпа. МЭГ дополняет информацию об активности мозга, получаемую с помощью электроэнцефалографии.

2.4. Позитронно-эмиссионная томография мозга

В современных клинических и экспериментальных исследованиях все большее значение приобретают методы, позволяющие визуализировать функционирование мозга. Это достигается путем построения с помощью компьютера «картин» мозга на основе данных о метаболической активности его структур. Одним из наиболее результативных методов в плане пространственного разрешения изображения является **позитронно-эмиссионная томография мозга (ПЭТ)**. Техника ПЭТ заключается в следующем. Субъекту в кровеносное русло вводят изотоп, это кислород-15, азот-13 или фтор-18. Изотопы вводят в виде соединения с другими молекулами. В мозге радиоактивные изотопы излучают позитроны, каждый из которых, пройдя через ткань мозга примерно на 3 мм от локализации изотопа, сталкивается с электроном. Столкновение между этими частицами приводит к уничтожению частиц

> Функционирование мозга можно визуализировать путем построения с помощью компьютера «картин» мозга на основе данных о метаболической активности его структур.

и появлению пары протонов, которые разлетаются от места столкновения в разные стороны теоретически под углом в 180° друг к другу. Голова субъекта помещена в специальную ПЭТ-камеру, в которую в виде круга вмонтированы кристаллические детекторы протонов. Подобное расположение детекторов позволяет фиксировать момент одновременного попадания двух «разлетевшихся» от места столкновения протонов двумя детекторами, отстоящими друг от друга под углом в 180°.

Наиболее часто применяют лиганд *F*18 — дезоксиглюкозу (ФДГ). ФДГ является аналогом глюкозы. Области мозга с разной метаболической активностью поглощают ФДГ соответственно с разной интенсивностью, но не утилизируют ее. Концентрация изотопа *F*18 в нейронах разных областей увеличивается неравномерно, следовательно, и потоки «разлетающихся» протонов на одни детекторы попадают чаще, чем на другие. Информация от детекторов поступает на компьютер, который создает плоское изображение (срез) мозга на регистрируемом уровне. Кроме того, два других изотопа применяются в ПЭТ также для определения метаболической активности.

2.5. Ядерная магнитная резонансная интроскопия (ЯМРИ)

Чтобы получить изображение тканей того или иного органа с помощью ядерного магнитного резонанса (ЯМР-изображение), человека помещают в цилиндрическую трубу с постоянным магнитным полем, в 30 000 раз превышающим земное. Протоны тканей органов в этом магнитном поле начинают колебаться с частотой, пропорциональной напряженности магнитного поля. Если в это время на тело направить радиоволны, то протоны в тканях поглощают их энергию с частотой осцилляции. После прекращения воздействия на тело радиоволн ядра начинают излучать поглощенную энергию и возвращаются в исходное равновесное состояние. Излучение энергии ядрами тканей регистрируется как магнитный резонансный сигнал (ЯМР-сигнал). В катушке индуктивности, окружающей обследуемого, возникает переменная электродвижущая сила (ЭДС), амплитудно-частотный спектр которой и переходные во времени характеристики несут информацию о пространственной плотности резонирующих атомных ядер, а также о других параметрах, специфических только для ядерного магнитного резонанса. После обработки на ЭВМ эта информация переходит в ЯМР-изображение, которое характеризует плотность химически эквивалентных ядер, время релаксации ядерного магнитного резонанса, распределение скоростей потока жидкости (крови), диффузию молекул и биохимические процессы обмена веществ.

> ЯМРИ позволяет получить информацию о плотности химически эквивалентных ядер, распределении скоростей потока крови в тканях, диффузии молекул и об обмене веществ.

Контраст ЯМР-изображений можно увеличить, вводя в организм различные парамагнитные вещества. Методы ЯМРИ позволяют следить за процессами поступления в организм и удаления из него атомных ядер, например фтора-19, которые в нормальных условиях либо отсутствуют в организме, либо содержатся в ничтожных концентрациях. Благодаря указанным свойствам, а также безвредности для здоровья человека ЯМРИ стала самым мощным и много-

гранным методом диагностики в медицине. В психофизиологии ЯМРИ используют для выявления мозговых структур, вовлеченных в обеспечение деятельности и психических процессов.

2.6. Электроокулограмма (ЭОГ)

Движения глаз являются важным показателем в психофизиологическом эксперименте. Регистрация движений глаз называется **окулографией**.

С одной стороны, окулографический показатель необходим для выявления в ЭЭГ артефактов от движений глаз (см. рис. 2.4), с другой стороны, этот показатель выступает и как самостоятельный предмет исследования, и как составляющая при изучении субъекта в деятельности. Амплитуду движения глаз определяют в угловых градусах. Существует восемь основных видов движений глаз. Три вида движения — тремор (мелкие, частые колебания амплитудой 20–40 угловых секунд), **дрейф** (медленное, плавное перемещение глаз, прерываемое микроскачками) и **микросаккады** (быстрые движения продолжительностью 10–20 мс и амплитудой 2–50 угловых минут) — относят к *микродвижениям*, направленным на сохранение местоположения глаз в орбите.

> В основе электроокулографии лежит дипольное свойство глазного яблока.

Из *макродвижений*, связанных с изменением местоположения глаз в орбите, наибольший интерес в психофизиологическом эксперименте представляют макросаккады и прослеживающие движения глаз. Макросаккады отражают обычно произвольные быстрые и точные смещения взора с одной точки на другую, например при рассматривании картины, при быстрых точностных движениях руки (рис. 2.6) и т. д. Их амплитуда варьирует в пределах от 40 угловых минут до 60 угловых градусов. Прослеживающие движения **глаз** — плавные перемещения глаз при отслеживании перемещающегося объекта в поле зрения. Амплитуда прослеживающих движений ограничивается пределами моторного поля глаза (плюс-минус 60 угловых градусов по горизонтали и плюс-минус 40 угловых градусов по вертикали). В основном прослеживающие движения глаз носят непроизвольный характер, начинаются через 150–200 мс после начала движения объекта и продолжаются в течение 300 мс после его остановки.

Наиболее распространенным методом регистрации движений глаз является **электроокулография**. По сравнению с другими окулографическими методами, такими, как фотооптический, фотоэлектрический и электромагнитный, электроокулография исключает контакт с глазным яблоком, может проводиться при любом освещении и тем самым не нарушает естественных условий зрительной активности. В основе электроокулографии лежит дипольное свойство глазного яблока — его роговица имеет положительный заряд относительно сетчатки (корнеоретинальный потенциал). Электрическая и оптическая оси глазного яблока практически совпадают, и поэтому электроокулограмма (ЭОГ) может служить показателем направления взора. При движении глаза угол его электрической оси изменяется, что приводит к изменению потенциалов, наводимых диполем глазного яблока на окружающие ткани. Именно эти потенциалы регистрируются электроокулографическим методом.

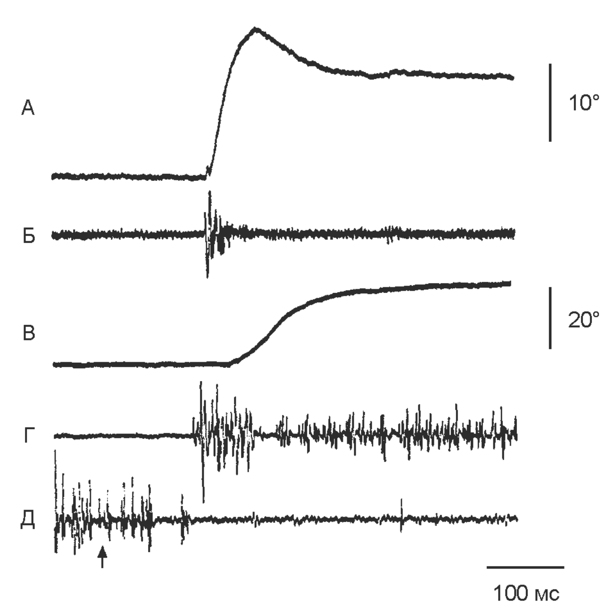


Рис. 2.6. Координированные движения глаз и головы в сторону появившегося в боковом поле зрения светового пятна

Электромиографическая активность, зарегистрированная с левой латеральной прямой мышцы головы (Б), с правой (Г) и с левой (Д) ременных мышц головы при горизонтальном повороте глаз (А) и головы (В). Калибровка времени — 100 мс; калибровка движений глаз — 10 угл. град.; калибровка движений головы — 20 угл. град. (Bizzi et. al., 1972)

Две пары неполяризующихся отводящих электродов с электропроводной пастой накладывают на обезжиренные участки кожи в следующих точках: а) около височных углов обеих глазных щелей — для регистрации горизонтальной составляющей движений; б) посередине верхнего и нижнего края глазной впадины одного из глаз — для регистрации вертикальной составляющей движений. Контактное сопротивление на электродах (до 10 кОм), как правило, позволяет избегать артефактов от ЭЭГ и мышечной активности. Потенциалы, снимаемые между электродами в каждой паре, усиливаются и поступают на монитор и записываются на магнитные носители магнитофона или ЭВМ.

Линия на ЭОГ при неподвижном взоре, направленном прямо, принимается за нулевую. При повороте глаз вправо на электроде, расположенном на височном углу правого глаза, потенциал становится более положительным по отношению к нулевой линии, а на электроде слева — отрицательным. При повороте глаз влево это соотношение потенциалов на электродах меняется. При направлении взора вверх на электроде, расположенном на верхнем крае глазной впадины, потенциал становится положительным по отношению к нулевой линии, а на электроде нижнего края — отрицательным. Амплитуда движений глаз в данном случае измеряется в милливольтах, но после проведения калибровочных движений глаз, т. е. движений с одной точки на другую с известным расстоянием в угловых градусах, амплитуду можно представить в угловых градусах. Итак, по смещению регистрируемых потенциалов горизонтальной и вертикальной составляющих можно опре-

делить направление, а по величине этих смещений — величину углового смещения оптических осей глаз.

Движения глаз, особенно вертикальные, а также моргания вызывают выраженные артефакты в ЭЭГ (см. рис. 2.4). Поэтому регистрация ЭЭГ без регистрации ЭОГ в психофизиологических экспериментах считается недопустимой ошибкой.

2.7. Электромиография

Электромиография — это регистрация суммарных колебаний потенциалов, возникающих как компонент процесса возбуждения в области нервномышечных соединений и мышечных волокнах при поступлении к ним импульсов от мотонейронов спинного или продолговатого мозга. В настоящее время применяются различные варианты подкожных (игольчатых) и накожных (поверхностных) электродов. Последние в силу их атравматичности и легкости наложения имеют более широкое применение.

Обычно пользуются биполярным отведением, помещая один электрод на участке кожи над серединой («двигательной точкой») мышцы, а второй — на 1–2 см дистальнее. При монополярном отведении один электрод помещают над «двигательной точкой» исследуемой мышцы, второй — над ее сухожилием или на какой-либо отдаленной точке (на мочке уха, на грудине и т. д.). Требования к электродам и к их наложению такие же, как и при наложении электроэнцефалографических или электроокулографических электродов.

Во время покоя скелетная мускулатура всегда находится в состоянии легкого тонического напряжения, что проявляется на электромиограмме (ЭМГ) в виде низкоамплитудных (5–30 мкВ) колебаний частотой 100 Гц и более. Даже при локальном отведении электрической активности от расслабленной мышцы полное отсутствие колебаний потенциала в отдельной двигательной единице (мышечном волокне) отсутствует; обычно наблюдаются колебания частотой 6–10 Гц. При готовности к движению, мысленному его выполнению, при эмоциональном напряжении и других подобных случаях, т. е. в ситуациях, не сопровождающихся внешне наблюдаемыми движениями, тоническая ЭМГ возрастает как по амплитуде, так и по частоте. Например, чтение «про себя» сопровождается увеличением ЭМГ активности мышц нижней губы, причем чем сложнее или бессмысленнее текст, тем более выражена ЭМГ. При мысленном письме у правшей усиливается мышечная активность поверхностных сгибателей правой руки, что выявляется на ЭМГ.

> Чтение «про себя» сопровождается увеличением ЭМГ-активности мышц нижней губы, причем чем сложнее или бессмысленнее текст, тем выраженнее ЭМГ.

Произвольное движение сопровождается определенной последовательностью активации различных мышц: амплитуда ЭМГ одних мышц увеличивается до движения, других — в процессе движения.

Амплитуда и частота ЭМГ прежде всего определяются количеством возбужденных двигательных единиц, а также степенью синхронизации развивающихся в каждой из них колебаний потенциала. Как было показано в специальных исследованиях, амплитуда ЭМГ нарастает градуально (см. рис. 2.5). Это, по-види-

мому, связано с тем, что сначала активируются обладающие большей возбудимостью двигательные единицы, а затем вместе с ними начинают активироваться и другие двигательные единицы. Общая амплитуда ЭМГ может достигать 1–2 мВ. ЭМГ становится особенно информативной в комплексе с другими показателями (см. рис. 2.6).

2.8. Электрическая активность кожи

Электрическая активность кожи (ЭАК) связана с активностью потоотделения, однако физиологическая основа ее до конца не изучена. Из центральной нервной системы к потовым железам поступают влияния из коры больших полушарий и из глубинных структур мозга — гипоталамуса и ретикулярной формации. Именно поэтому существовавшее ранее представление о том, что потоотделение полностью контролируется волокнами симпатической нервной системы, нельзя считать верным: потовая железа — это орган с неожиданно высокой биологической сложностью. У человека на теле имеется 2–3 млн потовых желез, причем на ладонях и подошвах их в несколько раз больше, чем на других участках тела. Их главная функция — поддержание постоянной температуры тела — заключается в том, что выделяемый ими пот испаряется с поверхности тела и тем самым охлаждает его. Однако некоторые потовые железы активны не только при повышении температуры тела, но и при сильных эмоциональных переживаниях, стрессе и разных формах активной деятельности субъекта [Альдерсонс, 1985]. Эти потовые железы сосредоточены на ладонях и подошвах и в меньшей степени на лбу и под мышками. ЭАК обычно и используется как показатель такого «эмоционального» и «деятельностного» потоотделения. Ее обычно регистрируют с кончиков пальцев или с ладони биполярными неполяризующимися электродами.

Потовая железа — это орган с неожиданно высокой биологической сложностью.

Существуют два способа исследования электрической активности кожи: *метод Фере*, в котором используется внешний источник тока, и *метод Тарханова*, в котором внешний источник тока не применяется. В настоящее время считается, что существуют различия в физиологической основе показателей, измеряемых этими методами. Если раньше эти показатели ЭАК называли общим термином — *кожно-гальваническая реакция*, то сейчас в случае приложения внешнего

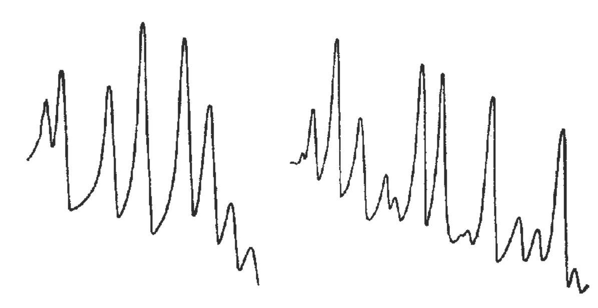


Рис. 2.7. Пример ЭАК, зарегистрированной с кожной поверхности ладони (слева) и предплечья (справа) [Альдерсонс, 1985]

тока (метод Фере) показателем считается *проводимость кожи* (ПрК), а показателем в методе Тарханова является *электрический потенциал* самой *кожи* (ПК). Поскольку выделение пота из потовых желез имеет циклический характер [Альдерсонс, 1985], то и записи ЭАК носят колебательный характер (рис. 2.7). Расшифровка этих колебательных процессов прямо связана с механизмами ЭАК и поэтому остается проблематичной.

Существует еще целый набор вегетативных показателей, которые получили широкое применение при изучении функционального состояния человека. К ним можно отнести показатели активности желудка, кровяное давление, изменение тонуса сосудов головы и конечностей, но особое место среди них занимают характеристики сердечного ритма (см. главу 8).

Дополнительная литература

Альдерсонс А. А. Механизмы электродермальных реакций. Рига: Зинатне, 1985.

Методы исследований в психофизиологии / Под ред. А. С. Батуева. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1994.

Психофизиологические закономерности восприятия и памяти. М.: Наука, 1985.

Jasper H. H. The ten twenty electrode system of the International Federation // Electroencephalog. Clin. Neurophysiol. 1958. V. 10. P. 371–375.

Глава 3

ПЕРЕДАЧА И ПЕРЕРАБОТКА СЕНСОРНЫХ СИГНАЛОВ

Сигналы от органов чувств — сенсорные сигналы — передают в мозг информацию, необходимую для ориентации во внешней среде и для оценки состояния организма. Эти сигналы возникают в **рецепторах** (воспринимающих элементах) и поступают в мозг через нейроны сенсорной системы и их волокна. При этом происходит преобразование и перекодирование сигналов, а завершается сенсорный процесс опознанием того или иного образа (лица, предмета, мелодии и т. п.).

Основные функции сенсорной системы. Каждая сенсорная система выполняет ряд основных функций, или операций с сенсорными сигналами. Эти функции таковы: *обнаружение сигналов*, их *различение*, *передача*, *преобразование* и *кодирование*, а также *детектирование признаков* сенсорного образа и его *опознание*.

3.1. Обнаружение и различение сигналов

3.1.1. Сенсорная рецепция

Рецептором называют специализированную клетку, эволюционно приспособленную к восприятию во внешней или внутренней среде определенного раздражителя и к преобразованию его энергии из физической или химической формы в форму нервного возбуждения.

Классификация рецепторов основывается на ощущениях, возникающих у человека при их раздражении. Так, различают *зрительные*, *слуховые*, *обонятельные*, *вкусовые*, *осязательные* рецепторы, *терморецепторы*, *проприо-* и *вестибулорецепторы* (рецепторы положения тела и его частей в пространстве).

Кроме того, по другому основанию рецепторы разделяют на *внешние*, или экстерорецепторы, и *внутренние*, или интерорецепторы. В этом случае к экстерорецепторам относятся слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые и осязательные рецепторы. К интерорецепторам относятся вестибулорецепторы и проприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата), а также интерорецепторы, сигнализирующие о состоянии внутренних органов (см. также 23.1.1).

По характеру контакта с внешней средой рецепторы делятся на *дистантные*, получающие информацию на расстоянии от источника раздражения (зрительные, слуховые и обонятельные), и *контактные*, возбуждающиеся при непосредственном соприкосновении с раздражителем (вкусовые и тактильные).

В зависимости от природы раздражителя, на который они оптимально настроены, рецепторы можно классифицировать следующим образом:

- фоторецепторы (зрение);
- механорецепторы (рецепторы слуховые, вестибулярные, тактильные рецепторы кожи, рецепторы опорно-двигательного аппарата, барорецепторы сердечно-сосудистой системы);
- хеморецепторы (вкус и обоняние, сосудистые и тканевые рецепторы);
- терморецепторы (кожи и внутренних органов, а также центральные термочувствительные нейроны);
- болевые (ноцицептивные) рецепторы.

Общие механизмы возбуждения рецепторов. При действии стимула в рецепторе происходит преобразование энергии внешнего раздражения в рецепторный сигнал («трансдукция» сигнала). Этот процесс включает в себя три этапа:

1) взаимодействие стимула с рецепторной белковой молекулой, которая находится в мембране рецептора;
2) усиление и передача стимула в пределах рецепторной клетки;
3) открывание находящихся в мембране рецептора ионных каналов, через которые начинает течь ионный ток, что, как правило, приводит к деполяризации клеточной мембраны рецепторной клетки (возникновению так называемого *рецепторного потенциала*).

Обонятельный рецептор может возбудиться при действии одиночной молекулы пахучего вещества, фоторецептор — при действии одиночного кванта света.

3.1.2. Сенсорные пороги

Абсолютная чувствительность сенсорной системы основана на ее свойстве обнаруживать слабые, короткие или маленькие по размеру раздражители. Абсолютную чувствительность измеряют **порогом** той или иной реакции организма на сенсорное воздействие. Чувствительность системы и порог реакции — обратные понятия: чем выше порог, тем ниже чувствительность, и наоборот. **Порогом реакции** считают ту минимальную интенсивность, длительность, энергию или площадь воздействия, которая вызывает данную реакцию. Обычно принимают за пороговую такую силу стимула, правильный ответ о появлении которого человек дает в половине или в трех четвертях случаев при его повторении.

> Чувствительность рецепторных элементов к адекватным раздражителям, к восприятию которых они эволюционно приспособлены, предельно высока.

Более низкие значения интенсивности считаются подпороговыми, а более высокие — надпороговыми. Оказалось, однако, что и в подпороговом диапазоне реакция на сверхслабые раздражители возможна, но она неосознаваема (не доходит до порога ощущения). Например, если снизить интенсивность света настолько, что человек уже не может сказать, видел ли он вспышку или нет, то от его руки можно зарегистрировать неощущаемую кожно-гальваническую реакцию на данный сигнал.

Сенсорный порог зависит от вида реакции, по которой он измеряется, а также от того, какая величина или вероятность появления реакции будет считаться пороговой. Поэтому у одного и того же человека может быть измерено много отличающихся абсолютных порогов сенсорной чувствительности для одного и того же органа чувств.

В сенсорной системе, как и в любой системе связи, существуют так называемые **шумы**. Шумом считают такой процесс, который непосредственно не связан с передачей данного сенсорного сообщения, но влияет на него. Шумы мешают обнаруживать и анализировать сенсорные сигналы, искажают их. Кроме того, возникает опасность ложных сообщений о появлении стимула или, наоборот, его пропуска. Особенно сильно влияние шума на обнаружение слабых стимулов: они то воспринимаются, то не воспринимаются при повторном действии. Поэтому порог реакции становится вероятностным понятием. Это означает, что при одиночной стимуляции его нельзя определить: необходимо оценить вероятность появления реакции в серии предъявлении стимула (обычно не меньше 10 идентичных стимулов).

Чувствительность системы и порог реакции — обратные понятия: чем выше порог, тем ниже чувствительность, и наоборот.

Если оказалось, что вероятность ответа на стимул больше порогового критерия (например, если правильные ответы получены в 3/4 случаях предъявления стимула), то интенсивность стимула снижают и серию предъявлений повторяют. Так делают до тех пор, пока вероятность реакции не снизится заведомо ниже порогового критерия. Наиболее точное определение порога возможно по кривой зависимости величины или вероятности реакции от интенсивности стимула (рис. 3.1). На этом рисунке показано, что кривая имеет в типичном случае *S*-образную форму, и по ней можно точно установить значение сенсорного порога, используя тот или иной заранее оговоренный критерий.

При обнаружении слабых сенсорных сигналов очень велика роль избирательного внимания, что проявляется, например, в известном «эффекте вечеринки» (*«cocktail party effect»*). Заинтересованный слушатель иногда может разобрать тихий разговор людей, отделенных от него толпой громко разговаривающих участников вечеринки. Выделить подобный разговор с помощью приборов пока невозможно, а нейрофизиологические механизмы этого эффекта до сих пор неясны.

Обнаружение сигнала основано на пространственной и временной суммации: сенсорная система способна накапливать энергию сигнала в пределах некоторой

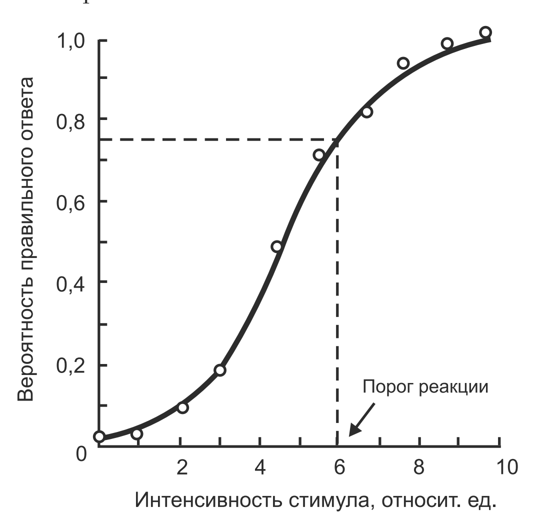


Рис. 3.1. Психометрическая функция: определение абсолютного порога реакции по зависимости вероятности правильного ответа о наличии сигнала от силы раздражителя. В качестве критерия порога здесь выбрана вероятность правильного ответа, равная 0,75

зоны в пространстве и интервала времени. Так, увеличение до определенного предела размера сенсорного стимула или его длительности снижает порог.

Дифференциальная сенсорная чувствительность основана на способности сенсорной системы замечать различия в одновременно или последовательно действующих раздражителях. Она характеризуется дифференциальным, или разностным, порогом, т. е. тем минимальным различием между стимулами, которое человек может заметить.

Порог различения интенсивности раздражителя практически всегда выше ранее действовавшего раздражения на определенную долю (закон Вебера). Так, усиление давления на кожу руки ощущается, если увеличить груз на 3% (к гирьке весом в 100 г надо добавить 3 г, а к гирьке весом в 200 г — 6 г). Эта зависимость выражается следующей формулой:

$$\frac{dI}{I} = const,$$

где I — сила раздражения, dI — ее едва ощущаемый прирост (порог различения), $const$ — постоянная величина (константа). Такие соотношения получены для зрения, слуха и других органов чувств человека.

Зависимость силы ощущения от силы раздражения (закон Вебера — Фехнера) выражается формулой:

$$E = a \log I + b,$$

где E — величина ощущения, I — сила раздражения, a и b — константы, различные для разных стимулов. Эта формула показывает, что ощущение усиливается пропорционально логарифму интенсивности раздражения. Современная психофизиология для оценки силы ощущения использует также «сенсорное шкалирование», т. е. оценку человеком силы своего ощущения путем его сравнения с ранее заданным эталоном. Отношение между ощущением и стимулом в этом случае выражается степенной функцией (закон Стивенса).

Пространственное различение сигналов зависит от возбуждения близких друг к другу рецепторов и нейронов сенсорной системы. Так, если два раздражителя возбудили два соседних рецептора, то их различение невозможно: они сольются и будут восприняты как единое целое. Необходимо, чтобы между двумя возбужденными рецепторами находился хотя бы один невозбужденный.

Временное различение двух раздражений возможно, если вызванные ими нервные процессы не сливаются во времени, а сигнал, вызванный вторым стимулом, не попадает в рефрактерный период от предыдущего раздражения. При коротких интервалах между двумя стимулами ответа на второй из них может не быть вообще (абсолютный рефрактерный период). У человека по поведенческим реакциям этот период может длиться от нескольких десятков до 100 и более миллисекунд. При больших интервалах ответ на второй стимул появляется, но величина его меньше, чем на одиночный стимул (относительная рефрактерность). И наконец, при еще больших интервалах восстановление второго ответа заканчивается и он сравнивается с ответом на одиночное раздражение.

На временном взаимодействии между последовательными раздражителями основана так называемая «сенсорная маскировка». Она широко используется в психофизиологических экспериментах и связана с попаданием одного из стимулов в рефракторную фазу после первого раздражения. Различают **прямую маски-**

ровку, при которой тормозится ответ на второй стимул, и **обратную маскировку**, при которой второй стимул как бы прерывает обработку информации о первом сигнале. Эффективность как прямой, так и обратной маскировки тем больше, чем короче интервал между стимулом и «маской», а также чем более сходны эти два сигнала по своим свойствам.

3.2. Передача и преобразование сигналов

Передача и преобразование сигналов обеспечивают поступление в высшие сенсорные центры мозга наиболее важной («существенной») информации о сенсорном событии в такой форме, которая удобна для надежного и быстрого анализа. Что следует считать существенной информацией? В разных условиях и ситуациях это понятие может меняться. Однако имеется некоторое общее свойство, которое универсально отличает существенную информацию от несущественной. Это — степень ее новизны. Ясно, что новые события при прочих равных условиях информационно важнее для организма, чем привычные. Поэтому эволюционно было выработано свойство прежде всего и быстрее всего передавать в мозг и перерабатывать информацию об изменениях в среде. Эти изменения могут быть как временными, так и пространственными.

Имеется некоторое общее свойство, которое универсально отличает существенную информацию от несущественной. Это — степень ее новизны.

Среди пространственных преобразований выделяют изменение размера или соотношения частей сенсорного образа. Так, в соматосенсорной и зрительной системах на корковом уровне значительно искажаются геометрические пропорции представительства частей тела или частей поля зрения. В зрительной коре резко расширено представительство информационно наиболее важной центральной ямки сетчатки, ответственной за детальное описание изображения. При этом представительство периферии поля зрения относительно сжимается. Получается, что когда взор человека направлен на важный для него объект или его часть (например, рот говорящего), он виден очень четко, а все другие части видимой картины видны хуже. Такое искаженное отображение зрительного пространства в коре мозга называют «циклопическим глазом». В соматосенсорной коре более широко и детально представлены наиболее важные для тонкого различения и организации поведения зоны тела — кожа пальцев рук и лица («сенсорный гомункулюс»; см. рис. 4.10).

Для временных преобразований информации в сенсорных системах типично временное сжатие сигналов: переход от длительной (тонической) импульсации нейронов на нижних уровнях системы к коротким (фазическим) пачечным разрядам нейронов высоких уровней.

Ограничение избыточности информации. Зрительная информация, идущая от фоторецепторов, могла бы очень быстро насытить все информационные резервы мозга. Примерно то же самое, пусть несколько медленнее, могло бы произойти при работе других сенсорных систем. Избыточность первичных сенсорных сообщений, идущих от рецепторов, ограничивается путем подавления информации о менее существенных сигналах: неизменных либо меняющихся медленно. Например, на сетчатку глаза или на кожу длительно действует неизменный стимул большого размера. Для того чтобы постоянно не передавать в мозг информацию от всех воз-

бужденных рецепторов, сенсорная система пропускает в мозг сигналы только о начале, а затем об окончании раздражения, причем до коры доходят сообщения только от рецепторов, которые лежат по контуру возбужденной области.

3.3. Кодирование информации

Кодированием называют преобразование информации в условную форму — код, совершаемое по определенным правилам. В сенсорной системе сигналы кодируются двоичным кодом, т. е. наличием или отсутствием электрического импульса в тот или иной момент времени. Такой способ кодирования прост и устойчив к помехам. Информация о раздражении и его параметрах передается в виде отдельных импульсов, а также их групп, или «пачек». Амплитуда, длительность и форма каждого импульса одинаковы, но количество импульсов в пачке, частота их следования, длительность пачек и интервалов между ними, а также временной «рисунок» («паттерн») пачки различны и зависят от характеристик стимула. Сенсорная информация кодируется также числом одновременно возбужденных нейронов и их расположением в нейронном слое.

Особенности кодирования в сенсорных системах. Телефонные и телевизионные коды декодируются восстановлением первоначального сообщения в исходном виде: мы слышим в телефонной трубке голос собеседника, а на экране телевизора видим ту же картинку, которую воспринимает телевизионная камера в студии. В отличие от этого в сенсорной системе подобного декодирования не происходит: картина возбуждения нейронов мозга не соответствует конфигурации исходного сенсорного сообщения. Еще одна важная особенность нервного кодирования — множественность и перекрытие кодов. Так, для одного и того же свойства сигнала (например, его интенсивности) сенсорная система использует несколько кодов: частота и число импульсов в пачке, число возбужденных нейронов и их локализация в слое.

В коре мозга сигналы кодируются также синхронностью разрядов нейронов, изменением их числа. В коре одним из основных используемых способов становится позиционное кодирование. Оно заключается в том, что какой-то признак раздражителя вызывает возбуждение определенного нейрона или небольшой группы нейронов, расположенных в определенном месте коры. Например, возбуждение небольшой группы нейронов зрительной коры означает, что в определенной части поля зрения появилась световая полоска или часть контура изображения определенного размера и ориентации. Возбуждение определенных нейронов нижневисочной коры сигнализирует о появлении в поле зрения знакомого лица.

3.4. Детектирование сигналов

Детектированием называют избирательное выделение сенсорным нейроном того или иного признака раздражителя, имеющего поведенческое значение. Осуществляют такой анализ нейроны-детекторы, избирательно реагирующие лишь на определенные свойства стимула. Так, типичный нейрон зрительной коры отвечает разрядом лишь на один из наклонов (ориентацию) светлой или темной полоски, расположенной в определенной части поля зрения [Хьюбел, 1990]. При других наклонах той же полоски ответят другие нейроны. Такие нейроны называют детекторами

Детектированием называют избирательное выделение сенсорным нейроном того или иного признака раздражителя, имеющего поведенческое значение.

первого порядка, так как они выделяют наиболее простые признаки сигнала. В высших отделах сенсорной системы сконцентрированы детекторы высших порядков, ответственные за выделение сложных признаков и целых образов. Примером могут служить детекторы лиц, найденные в нижневисочной коре обезьян (предсказанные много лет назад Ю. Конорским, они были названы «сверхдетекторами»). Многие детекторы формируются в раннем детстве под влиянием опыта, а у части из них детекторные свойства заданы генетически (см. также 23.1.1).

3.5. Опознание образов

Это конечная и наиболее сложная операция сенсорной системы. Она заключается в отнесении образа к тому или иному классу объектов, с которыми ранее встречался организм, т. е. в классификации образов. Синтезируя сигналы от нейронов-детекторов, высший отдел сенсорной системы формирует «образ» раздражителя и сравнивает его со множеством образов, хранящихся в памяти. Опознание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм. В результате этого происходит восприятие, т. е. мы осознаем, чье лицо видим перед собой, кого слышим, какой запах чувствуем.

Опознание часто происходит независимо от изменчивости сигнала.

Опознание часто происходит независимо от изменчивости сигнала. Мы надежно опознаем, например, предметы при различной их освещенности, окраске, размере, ракурсе, ориентации и положении в поле зрения. Это означает, что сенсорная система формирует независимый от изменений ряда признаков сигнала (инвариантный к этим изменениям) сенсорный образ.

При опознании сенсорных образов возможны ошибки. Особую группу таких ошибок составляют так называемые «сенсорные иллюзии». Они основаны на некоторых побочных эффектах взаимодействия нейронов, участвующих в обработке сигналов, и приводят к искаженной оценке образа в целом или отдельных его частей (размер, соотношения деталей и т. п.). Пример иллюзии последнего типа представлен на рис. 3.2.

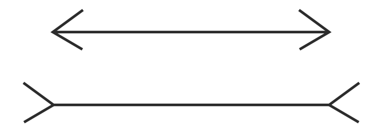


Рис. 3.2. Пример одной из простейших зрительных иллюзий: длина горизонтальных отрезков на верхней и нижней фигурах кажется различной, хотя на самом деле они равны

3.6. Адаптация сенсорной системы

Сенсорная система обладает способностью приспосабливаться к условиям среды и потребностям организма. **Сенсорная адаптация** — это общее свойство сенсорных систем, заключающееся в приспособлении к длительно действующему

(фоновому) раздражителю. Существует *общая*, или глобальная, и *локальная*, или селективная, адаптация. Общая, или глобальная, адаптация проявляется в снижении абсолютной и повышении дифференциальной чувствительности всей сенсорной системы.

Субъективно адаптация проявляется в привыкании к действию постоянного раздражителя (например, мы не замечаем непрерывного давления на кожу привычной одежды). Локальная, или селективная, адаптация сводится к снижению чувствительности только какой-либо части сенсорной системы, подвергнутой длительному действию стимула. Так, порог реакции может быть избирательно повышен для изображения решетки с определенным периодом чередования черно-белых полос. Пороги реакций на решетки с другими пространственными частотами при этом не изменяются.

> В сенсорной адаптации важную роль играет эфферентная регуляция свойств сенсорной системы.

Адаптационные процессы начинаются на уровне рецепторов, охватывая и все нейронные уровни сенсорной системы. Заметная адаптация не развивается только в вестибуло- и проприорецепторах. По скорости данного процесса все рецепторы делятся на быстро и медленно адаптирующиеся. Первые после развития адаптации практически вообще не сообщают в мозг о длящемся раздражении, у вторых эта информация передается в значительно ослабленном виде. Когда действие постоянного раздражителя прекращается, абсолютная чувствительность сенсорной системы восстанавливается. Так, в темноте абсолютная чувствительность зрения резко повышается.

В сенсорной адаптации важную роль играет эфферентная регуляция свойств сенсорной системы за счет так называемых «обратных связей». Она осуществляется нисходящими влияниями от более высоких отделов сенсорной системы на более низкие ее отделы. Происходит как бы перенастройка свойств нейронов на оптимальное восприятие внешних сигналов в изменившихся условиях. Кроме того, состояние разных уровней сенсорной системы контролируется также ретикулярной формацией, включающей их в единую систему с другими отделами мозга. Эфферентные влияния в сенсорных системах чаще всего имеют тормозный характер, т. е. приводят к уменьшению их чувствительности и ограничивают поток афферентных сигналов.

3.7. Взаимодействие сенсорных систем

Взаимодействие сенсорных систем осуществляется на спинальном, ретикулярном, таламическом и корковом уровне. Особенно широка интеграция сигналов в ретикулярной формации. В коре мозга происходит интеграция высшего порядка. В результате множественных связей с другими сенсорными и неспецифическими системами многие корковые нейроны приобретают способность отвечать на сложные комбинации сигналов разной модальности. В особенности это свойственно нервным клеткам так называемых «ассоциативных областей» коры больших полушарий мозга. Эти нейроны обладают высокой пластичностью, изменяя свои свойства при появлении новых раздражителей, что обеспечивает их опознание. Взаимодействие в коре мозга сигналов разных модальностей создает условия для формирования в ней полисенсорной «схемы мира» (или «карты мира») и непрерывной координации с ней «схемы тела» данного организма.

3.8. Механизмы переработки информации в сенсорной системе

Переработка информации в сенсорной системе осуществляется с помощью возбудительного и тормозного межнейронного взаимодействия. Оно осуществляется по горизонтали, т. е. в пределах одного нейронного слоя, и по вертикали, т. е. между нейронами соседних слоев. Возбудительное взаимодействие по вертикали заключается в том, что аксон каждого нейрона, приходя в вышележащий слой, контактирует с несколькими нейронами, каждый из которых получает сигналы от нескольких клеток предыдущего слоя. В результате подобного взаимодействия формируются так называемые *рецептивные* и *проекционные поля* сенсорных нейронов, играющие ключевую роль в переработке сенсорных сигналов.

Совокупность рецепторов, сигналы с которых поступают на данный нейрон, называют его **рецептивным полем**. В пределах рецептивного поля происходит пространственная суммация, т. е. ответ нейрона увеличивается, а порог его реакции снижается при увеличении площади светового пятна или участка стимулируемой кожной поверхности. **Проекционным полем** сенсорного нейрона называют совокупность нейронов более высокого слоя, которые получают его сигналы. Наличие у нейронов проекционных полей обеспечивает сенсорной системе высокую устойчивость к повреждающим воздействиям и способность к восстановлению функций, нарушенных патологическим процессом. Связано это с тем, что локальное возбуждение рецепторной поверхности потенциально может возбудить довольно обширную группу нейронов верхних слоев системы. Это увеличивает вероятность восприятия такого раздражения, хотя и связано с «дефокусировкой» (размыванием границ его центрального отображения). Вмешательство торможения, ограничивающего зону возбуждения, обычно автоматически осуществляет «фокусировку» этой зоны.

Наличие у нейронов проекционных полей обеспечивает сенсорной системе высокую устойчивость к повреждающим воздействиям и способность к восстановлению функций, нарушенных патологическим процессом.

Рецептивные поля соседних нейронов частично перекрываются (рис. 3.3). В результате такой организации связей в сенсорной системе образуется так называемая *нервная сеть*. Благодаря ей повышается чувствительность системы к слабым сигналам, а также обеспечивается адаптивность к меняющимся условиям путем переключении связей и обучения.

Горизонтальная переработка сенсорной информации имеет в основном тормозный характер и основана на том, что каждый возбужденный сенсорный нейрон обычно активирует тормозный интернейрон. Интернейрон, в свою очередь, подавляет импульсацию как самого возбудившего его элемента (последовательное, или возвратное, торможение), так и соседей по слою (боковое, или латеральное, торможение).

Сила этого торможения тем больше, чем сильнее возбужден первый элемент и чем ближе к нему соседняя клетка (рис. 3.4). Латеральное торможение впервые было описано в 30-х гг. XX в. Г. Хартлайном на примере сложного глаза морского ракообразного мечехвоста. Это один из ведущих механизмов, осуществляющих

в сенсорных системах снижение избыточности и выделение наиболее существенных сведений о раздражителе.

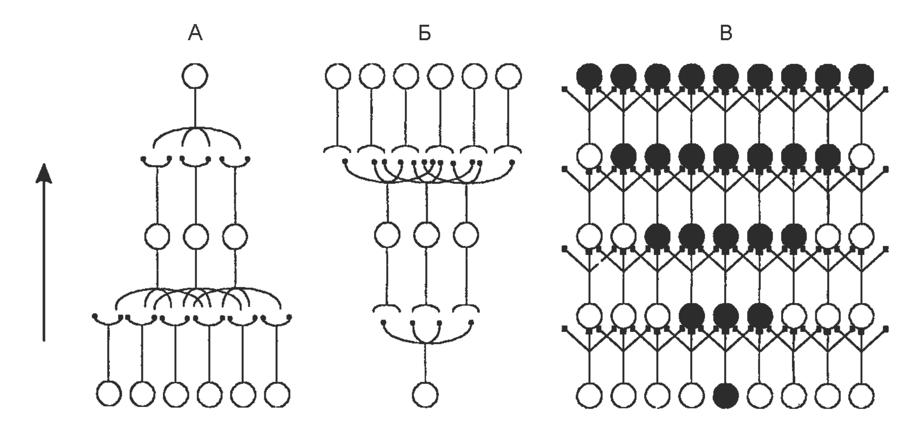


Рис. 3.3. Схема рецептивного (А) и проекционного (Б) полей сенсорного нейрона и нервной сети (В). Направление потока импульсов показано стрелкой. Показаны только возбудительные межнейронные связи. Возбужденные нейроны в последовательных слоях (1–5) сети (В) изображены черными кружками

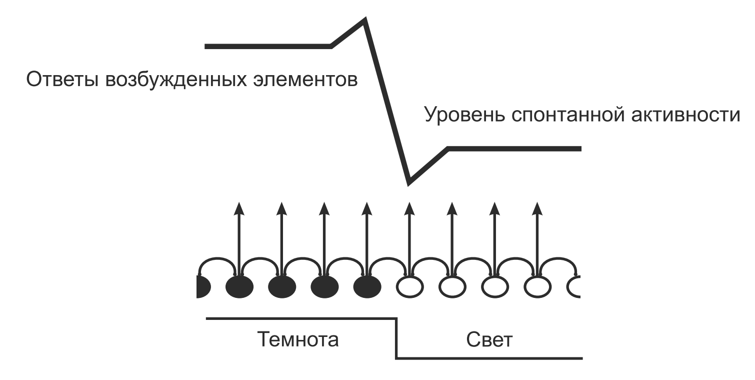


Рис. 3.4. Схема бокового, или латерального, торможения (по Хартлайну)

Черными кружками изображены возбужденные светом элементы. Дугами над нейронами показаны взаимные тормозные связи. Видно, что элемент, расположенный на границе освещенной области, возбужден сильнее своих соседей слева, так как он не тормозится справа. Первый невозбужденный элемент, расположенный на границе неосвещенной области, заторможен со стороны своего левого возбужденного соседа сильнее, чем остальные неактивированные элементы

Дополнительная литература

Сомьен Дж. Кодирование сенсорной информации в нервной системе млекопитающих. М.: Мир, 1975.

Глава 4

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ ПРОЦЕССОВ

4.1. Общие свойства сенсорных систем

Сенсорной системой называют часть мозга, воспринимающую внешнюю для него информацию, анализирующую и опознающую ее. Сенсорная система состоит из рецепторов, нервных путей, передающих информацию от рецепторов в мозг, и тех частей мозга, которые заняты переработкой и анализом этой информации. Деятельность сенсорной системы начинается с реакции рецепторов на действие внешней для мозга физической или химической энергии, трансформации ее в нервные сигналы, продолжается передачей их в мозг через цепи нейронов и заканчивается анализом этой информации.

Процесс передачи сенсорных сигналов завершается опознанием сенсорного образа.

Процесс передачи сенсорных сигналов («сенсорных сообщений») сопровождается их многократными преобразованиями и перекодированием на всех уровнях сенсорной системы и завершается опознанием сенсорного образа. Сенсорная информация, поступающая в мозг, используется для организации простых и сложных рефлекторных актов, а также для формирования психической деятельности. Поступление в мозг сенсорной информации может сопровождаться осознанием наличия стимула (ощущением раздражителя). Так бывает не всегда: часто стимулы остаются неосознанными (подпороговыми для ощущения; см. главы 11, 12). Понимание ощущения, способность обозначить его словами, называют **восприятием**.

4.1.1. Методы исследования сенсорных систем

Функции сенсорных систем исследуют в электрофизиологических, нейрохимических и поведенческих опытах на животных, проводят психофизиологический анализ восприятия у здорового и больного человека, а также с помощью ряда современных методов картируют мозг при разных сенсорных нагрузках. Кроме того, сенсорные функции моделируют и протезируют.

4.1.2. Общие принципы организации сенсорных систем

Все сенсорные системы человека организованы по определенным общим принципам, к которым относятся: многослойность, многоканальность, наличие «сенсорных воронок», а также дифференциация по вертикали и горизонтали.

Многослойность означает наличие в каждой системе нескольких слоев нейронов, первый из которых связан с рецепторами, а последний — с нейронами мотор-

ных областей коры мозга. Это свойство обеспечивает возможность специализации слоев на переработке разных видов сенсорной информации, что позволяет быстро реагировать на простые сигналы, анализируемые уже на низких уровнях. Кроме того, создаются также условия для избирательного регулирования свойств нейронных слоев путем нисходящих влияний из других отделов мозга.

Многоканальность сенсорной системы заключается в том, что в каждом нейронном слое имеется множество (от десятков тысяч до миллионов) нервных клеток, связанных нервными волокнами со множеством клеток следующего слоя. Наличие множества таких параллельных каналов обработки и передачи сенсорной информации обеспечивает сенсорной системе большую тонкость анализа сигналов (высокое «разрешение» сенсорных сигналов) и значительную надежность.

Смысл суживающейся воронки связан с уменьшением избыточности информации, а расширяющейся — с обеспечением параллельного анализа разных признаков сигнала.

Разное количество элементов в соседних нейронных слоях формирует так называемые **сенсорные воронки**. Так, в сетчатке каждого глаза у человека насчитывается 130 млн фоторецепторов, а в слое выходных (ганглиозных) клеток сетчатки нейронов в 100 раз меньше (суживающаяся воронка). На следующих уровнях зрительной системы формируется расширяющаяся воронка: количество нейронов в первичной проекционной области зрительной коры мозга в тысячи раз больше, чем на выходе из сетчатки. В слуховой и в ряде других сенсорных систем от рецепторов к коре представлена только расширяющаяся воронка. Физиологический смысл суживающейся воронки связан с уменьшением избыточности информации, а расширяющейся — с обеспечением параллельного анализа разных признаков сигнала.

Дифференциация сенсорной системы по вертикали заключается в образовании отделов, каждый из которых состоит, как правило, из нескольких нейронных слоев. Таким образом, отдел сенсорной системы — более крупное образование, чем слой нейронов. Каждый отдел (например, обонятельные луковицы или кохлеарные ядра слуховой системы) имеет определенную функцию.

Дифференциация сенсорной системы по горизонтали определяется различиями в свойствах рецепторов, нейронов и связей между ними в пределах каждого из слоев. Так, в зрении работают два параллельных нейронных канала, идущих от фоторецепторов к коре и по-разному перерабатывающих информацию от центра и от периферии сетчатки (так называемые *парвоцеллюлярный* и *магноцеллюлярный* каналы, или *X*- и *Y*-системы).

4.2. Зрительная система

Зрение — один из важнейших органов чувств человека. Оно эволюционно приспособлено к восприятию видимого света — узкой части диапазона электромагнитных излучений. Зрительная система дает мозгу более 90% сенсорной информации. Зрение — это многозвеньевой процесс, начинающийся с проекции изображения на сетчатую оболочку (**сетчатку**) глаза. Затем происходит возбуждение фоторецепторов, передача и преобразование зрительной информации в нейронных слоях зрительной системы, а заканчивается зрительное восприятие приня-

тием высшими корковыми отделами зрительной системы решения о зрительном образе.

4.2.1. Строение и функции оптического аппарата глаза

Глазное яблоко имеет шарообразную форму, что облегчает его повороты для наведения на рассматриваемый объект и обеспечивает хорошую фокусировку изображения на всей светочувствительной оболочке глаза — сетчатке. На пути к сетчатке лучи света проходят через несколько прозрачных сред — роговицу, хрусталик и стекловидное тело. Определенная кривизна и показатель преломления роговицы и в меньшей мере хрусталика определяют преломление световых лучей внутри глаза. На сетчатке получается изображение, резко уменьшенное и перевернутое вверх ногами и справа налево (рис. 4.1, А). Преломляющую силу любой оптической системы выражают в диоптриях (*D*). Одна диоптрия равна преломляющей силе линзы с фокусным расстоянием 100 см. Преломляющая сила здорового глаза составляет 59 *D* при рассматривании далеких и 70,5 *D* при рассматривании близких предметов.

Зрительная система дает мозгу более 90% всей сенсорной информации.

Главную роль в аккомодации играет изменение кривизны хрусталика.

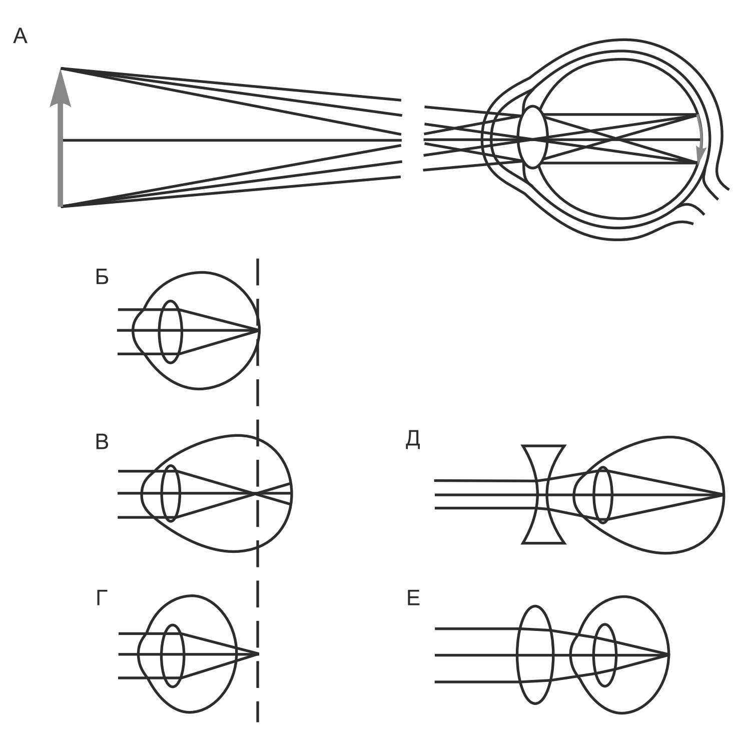


Рис. 4.1. Ход лучей от объекта и построение изображения на сетчатке глаза (А). Схема рефракции в нормальном (Б), близоруком (В) и дальнозорком (Г) глазу. Оптическая коррекция близорукости (Д) и дальнозоркости (Е)

4.2.2. Аккомодация

Аккомодацией называют приспособление глаза к ясному видению объектов, расположенных на разном расстоянии (подобно фокусировке в фотографии). Для ясного видения объекта необходимо, чтобы его изображение было сфокусировано на сетчатке (рис. 4.1, Б). Главную роль в аккомодации играет изменение кривизны хрусталика, т. е. его преломляющей способности. При рассматривании близких предметов хрусталик становится более выпуклым. Механизмом аккомодации является сокращение мышц, изменяющих выпуклость хрусталика.

4.2.3. Аномалии рефракции глаза

Две главные аномалии рефракции глаза — **близорукость** (миопия) и **дальнозоркость** (гиперметропия). Эти аномалии обусловлены не недостаточностью преломляющих сред глаза, а изменением длины глазного яблока (рис. 4.1, В и Г). Если продольная ось глаза слишком длинна (рис. 4.1, В), то лучи от далекого объекта сфокусируются не на сетчатке, а перед ней, в стекловидном теле. Такой глаз называется близоруким. Чтобы ясно видеть вдаль, близорукий человек должен поместить перед глазами вогнутые стекла, которые отодвинут сфокусированное изображение на сетчатку (рис. 4.1, Д). В отличие от этого в дальнозорком глазу (рис. 4.1, Г) продольная ось укорочена, и поэтому лучи от далекого объекта фокусируются за сетчаткой. Этот недостаток может быть компенсирован увеличением выпуклости хрусталика. Однако при рассматривании близких объектов аккомодационные усилия дальнозорких людей недостаточны. Именно поэтому для чтения они должны надевать очки с двояковыпуклыми линзами, усиливающими преломление света (рис. 4.1, Е).

> Две главные аномалии рефракции глаза — близорукость (миопия) и дальнозоркость (гиперметропия). Эти аномалии обусловлены не недостаточностью преломляющих сред глаза, а изменением длины глазного яблока.

4.2.4. Зрачок и зрачковый рефлекс

Зрачок — это отверстие в центре радужной оболочки, через которое свет проходит в глаз. Он повышает четкость изображения на сетчатке, увеличивая глубину резкости глаза. Расширившийся при затемнении зрачок на свету быстро сужается (**зрачковый рефлекс**), что регулирует поток света, попадающий в глаз. Так, на ярком свету зрачок имеет диаметр 1,8 мм, при средней дневной освещенности он расширяется до 2,4 мм, а в темноте — до 7,5 мм. Это ухудшает качество изображения на сетчатке, но увеличивает абсолютную чувствительность зрения. Реакция зрачка на изменение освещенности имеет адаптивный характер, так как стабилизирует освещенность сетчатки в небольшом диапазоне. У здоровых людей зрачки обоих глаз имеют одинаковый диаметр. При освещении одного глаза зрачок другого тоже суживается; подобная реакция называется *содружественной*.

> Сетчатку называют частью мозга, вынесенной на периферию.

4.2.5. Структура и функции сетчатки

Сетчатка — это внутренняя светочувствительная оболочка глаза. Она имеет сложную многослойную структуру (рис. 4.2). Здесь расположены два вида *фоторецеп-*

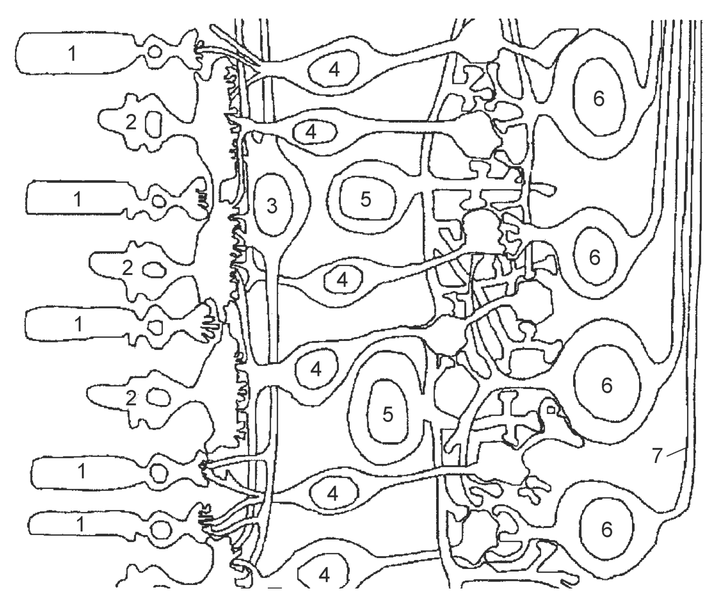


Рис. 4.2. Схема строения сетчатки глаза

1 — палочки; 2 — колбочки; 3 — горизонтальная клетка; 4 — биполярные клетки; 5 — амакриновые клетки; 6 — ганглиозные клетки; 7 — волокна зрительного нерва

торов (палочки и колбочки) и несколько видов нервных клеток. Возбуждение фоторецепторов активирует первую нервную клетку сетчатки — *биполярный нейрон*. Возбуждение биполярных нейронов активирует *ганглиозные клетки* сетчатки, передающие свои импульсы в подкорковые зрительные центры. В процессах передачи и переработки информации в сетчатке участвуют также *горизонтальные* и *амакриновые* клетки. Все перечисленные нейроны сетчатки с их отростками образуют нервный аппарат глаза, который участвует в анализе и переработке зрительной информации. Именно поэтому сетчатку называют частью мозга, вынесенной на периферию.

4.2.6. Структура и функции слоев сетчатки

Клетки **пигментного эпителия** образуют наружный, наиболее далекий от света, слой сетчатки. Они содержат меланосомы, придающие им черный цвет. Пигмент поглощает излишний свет, препятствуя его отражению и рассеиванию, что способствует четкости изображения на сетчатке. Пигментный эпителий играет решающую роль в регенерации зрительного пурпура фоторецепторов после его обесцвечивания, в постоянном обновлении наружных сегментов зрительных клеток, в защите рецепторов от светового повреждения, а также в переносе к ним кислорода и питательных веществ.

> Колбочки обеспечивают дневное и цветовое зрение; палочки ответственны за сумеречное зрение.

Фоторецепторы. К слою пигментного эпителия изнутри примыкает слой зрительных рецепторов: палочек и колбочек. В каждой сетчатке человека находится 6–7 млн колбочек и 110–125 млн палочек. Они распределе-

ны в сетчатке неравномерно. Центральная ямка сетчатки — **фовеа** (*fovea centralis*) содержит только колбочки. По направлению к периферии сетчатки количество колбочек уменьшается, а количество палочек увеличивается, так что на дальней периферии имеются только палочки. Колбочки функционируют в условиях больших освещенностей, они обеспечивают дневное и цветовое зрение; более светочувствительные палочки ответственны за сумеречное зрение.

> В сумерках из-за преобладания периферического палочкового зрения мы не различаем цвет («ночью все кошки серы»).

Цвет воспринимается лучше всего при действии света на центральную ямку сетчатки, в которой расположены почти исключительно колбочки. Здесь же и наибольшая острота зрения. По мере удаления от центра сетчатки восприятие цвета и пространственное разрешение постепенно уменьшаются. Периферия сетчатки, на которой находятся исключительно палочки, не воспринимает цвета. Зато световая чувствительность колбочкового аппарата сетчатки во много раз меньше, чем у палочкового. Поэтому в сумерках из-за резкого понижения колбочкового зрения и преобладания периферического палочкового зрения мы не различаем цвет («ночью все кошки серы»).

Зрительные пигменты. В палочках сетчатки человека содержится пигмент *родопсин*, или зрительный пурпур, максимум спектра поглощения которого находится в области 500 нанометров (нм). В наружных сегментах трех типов колбочек (сине-, зелено- и красночувствительных) содержатся три типа зрительных пигментов, максимумы спектров поглощения которых находятся в синей (420 нм), зеленой (531 нм) и красной (558 нм) областях спектра. Красный колбочковый пигмент получил название *йодопсин*. Молекула зрительного пигмента состоит из белковой части (*опсина*) и хромофорной части (*ретиналь*, или альдегид витамина А). Источником ретиналя в организме служат каротиноиды; при их недостатке нарушается сумеречное зрение («куриная слепота»).

> При недостатке каротиноидов нарушается сумеречное зрение («куриная слепота»).

4.2.7. Нейроны сетчатки

Фоторецепторы сетчатки синаптически связаны с биполярными нервными клетками (см. рис. 4.2). При действии света уменьшается выделение медиатора из фоторецептора, что гиперполяризует мембрану биполярной клетки. От нее нервный сигнал передается на ганглиозные клетки, аксоны которых являются волокнами зрительного нерва.

На 130 млн фоторецепторных клеток приходится только 1 млн 250 тыс. ганглиозных клеток сетчатки. Это значит, что импульсы от многих фоторецепторов сходятся (конвергируют) через биполярные нейроны к одной ганглиозной клетке. Фоторецепторы, соединенные с одной ганглиозной клеткой, образуют ее **рецептивное поле**. Таким образом, каждая ганглиозная клетка суммирует возбуждение, возникающее в большом количестве фоторецепторов. Это повышает световую чувствительность сетчатки, но ухудшает ее пространственное разрешение. Лишь в центре сетчатки (в районе центральной ямки) каждая колбочка соединена с одной биполярной клеткой, а та, в свою очередь, соединена с одной ганглиозной клеткой. Это обеспечивает высокое пространственное разрешение центра сетчатки, но резко уменьшает его световую чувствительность.

Взаимодействие соседних нейронов сетчатки обеспечивается горизонтальными и амакриновыми клетками, через отростки которых распространяются сигналы, меняющие синаптическую передачу между фоторецепторами и биполярами (горизонтальные клетки) и между биполярами и ганглиозными клетками (амакрины). Амакриновые клетки осуществляют боковое торможение между соседними ганглиозными клетками. В сетчатку приходят и центробежные, или эфферентные, нервные волокна, приносящие к ней сигналы из мозга. Эти импульсы регулируют проведение возбуждения между биполярными и ганглиозными клетками сетчатки.

4.2.8. Нервные пути и связи в зрительной системе

Из сетчатки зрительная информация по волокнам **зрительного нерва** передается в мозг. Нервы от двух глаз встречаются у основания мозга, где часть волокон переходит на противоположную сторону (зрительный перекрест, или **хиазма**). Это обеспечивает каждое полушарие мозга информацией от обоих глаз: в затылочную долю правого полушария поступают сигналы от правых половин каждой сетчатки, а в левое полушарие — от левой половины каждой сетчатки (рис. 4.3).

После хиазмы зрительные нервы называются **оптическими трактами**, и основное количество их волокон приходит в подкорковый зрительный центр — **наружное коленчатое тело (НКТ)**. Отсюда зрительные сигналы поступают в **первичную проекционную область зрительной коры** (стриарная кора, или поле 17 по Бродману). Зрительная кора состоит из ряда полей, каждое из которых обеспечивает свои специфические функции, получая как прямые, так и опосредованные

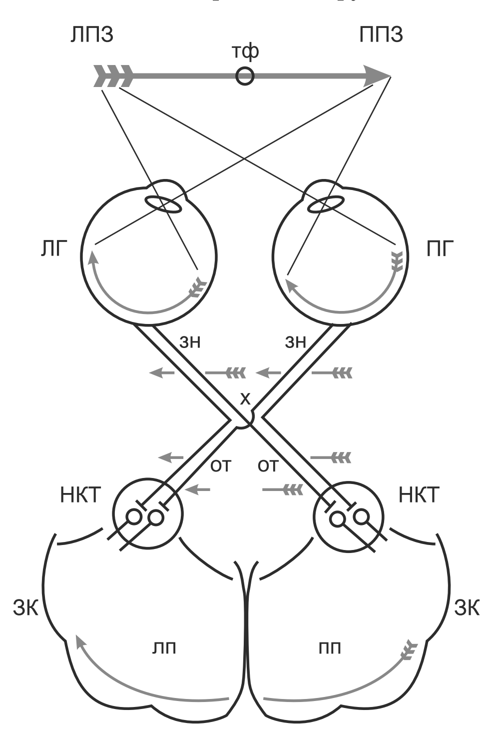


Рис. 4.3. Схема зрительных путей от сетчатки глаза до первичной зрительной коры. ЛПЗ — левое поле зрения; ППЗ — правое поле зрения; тф — точка фиксации взора; ЛГ — левый глаз; ПГ — правый глаз; зн — зрительный нерв; х — зрительный перекрест, или хиазма; от — оптический тракт; НКТ — наружное коленчатое тело; ЗК — зрительная кора; лп — левое полушарие; пп — правое полушарие

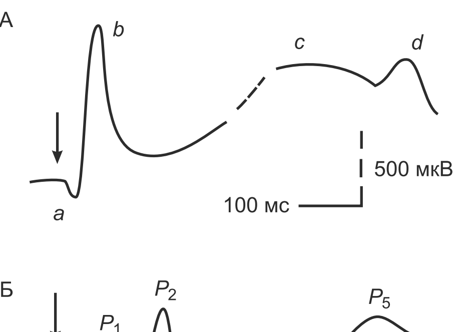
сигналы от сетчатки и в общем сохраняя ее топологию, или **ретинотопию** (сигналы от соседних участков сетчатки попадают в соседние участки коры).

4.2.9. Электрическая активность центров зрительной системы

При действии света в рецепторах, а затем и в нейронах сетчатки генерируются электрические потенциалы, отражающие параметры действующего раздражителя (рис. 4.4, А). Суммарный электрический ответ сетчатки глаза на свет называют **электроретинограммой** (ЭРГ). Она может быть зарегистрирована от целого глаза: один электрод помещают на поверхность роговой оболочки, а другой — на кожу лица вблизи глаза (либо на мочку уха). В ЭРГ хорошо отражаются интенсивность, цвет, размер и длительность действия светового раздражителя. Поскольку в ЭРГ отражена активность почти всех клеток сетчатки (кроме ганглиозных клеток), этот показатель широко используется для анализа работы и диагностики заболеваний сетчатки.

Возбуждение ганглиозных клеток сетчатки приводит к тому, что по их аксонам (волокнам зрительного нерва) в мозг передаются электрические импульсы. Ганглиозная клетка сетчатки — это первый в сетчатке нейрон «классического» типа, генерирующий распространяющиеся импульсы. Описано три основных типа ганглиозных клеток: отвечающие на включение света (*on*-реакция), его выключение (*off*-реакция) и на то и другое (*on-off*-реакция). Одновременное возбуждение близко расположенных ганглиозных клеток приводит к их взаимному торможению: ответы каждой клетки становятся меньше, чем при одиночном раздражении. В основе этого эффекта лежит латеральное, или боковое, торможение (см. главу 3). Благодаря круглой форме рецептивные поля ганглиозных клеток сетчатки производят так называемое поточечное описание сетчаточного изображения: оно отображается очень тонкой дискретной мозаикой, состоящей из возбужденных нейронов.

Нейроны подкоркового зрительного центра (НКТ) возбуждаются, когда к ним приходят импульсы из сетчатки по волокнам зрительного нерва. Рецептивные поля этих нейронов также круглые, но меньшего размера, чем в сетчатке. Пачки им-



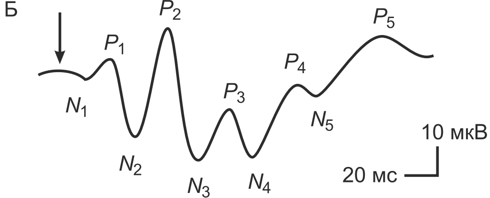


Рис. 4.4. Электроретинограмма и вызванный светом потенциал (ВП) зрительной коры. А — a, b, c, d — волны ЭРГ. Б — N_1–N_5 — негативные волны ВП; P_1–P_5 — позитивные волны ВП. Стрелками указаны моменты включения света

пульсов, генерируемые ими в ответ на вспышку света, короче, чем в сетчатке. На уровне НКТ происходит взаимодействие афферентных сигналов, пришедших из сетчатки, с эфферентными сигналами из зрительной коры, а также из ретикулярной формации от слуховой и других сенсорных систем. Это взаимодействие помогает выделять наиболее существенные компоненты сигнала и, возможно, участвует в организации избирательного зрительного внимания (см. главу 9).

Импульсные разряды нейронов НКТ по их аксонам поступают в затылочную часть полушарий головного мозга, в которой расположена первичная проекционная область зрительной коры (стриарная кора). Здесь у приматов и человека происходит значительно более специализированная и сложная, чем в сетчатке и в НКТ, переработка информации. Нейроны зрительной коры имеют не круглые, а вытянутые (по горизонтали, вертикали или по диагонали) рецептивные поля (рис. 4.5) небольшого размера [Хьюбел, 1990]. Благодаря этому они способны выделять из изображения отдельные фрагменты линий с той или иной ориентацией и расположением и избирательно на них реагировать (детекторы ориентации). В первичной зрительной коре найдены также нейроны с чувствительностью к крестообразным и угловым фигурам, т. е. к детекторам второго порядка.

Найдена и так называемая пространственно-частотная настройка нейронов зрительной коры [Глезер, 1985; Физиология зрения, 1992]. Суть ее в том, что многие нейроны избирательно реагируют на появившуюся в их рецептивном поле решетку из светлых и темных полос определенной ширины. Так, имеются клетки, чувствительные к решетке из мелких полосок, т. е. к высокой пространственной частоте. Обнаружены клетки с чувствительностью к разным пространственным частотам. Считается, что это свойство обеспечивает зрительной системе способность выделять из изображения участки с разной текстурой [Глезер, 1985].

В каждом небольшом участке зрительной коры по ее глубине сконцентрированы нейроны с одинаковой ориентацией и локализацией рецептивных полей в поле зрения. Они образуют ориентационную колонку нейронов, проходящую вертикально через все слои коры. Колонка — пример функционального объединения корковых нейронов, осуществляющих сходную функцию. Группа соседних ориен-

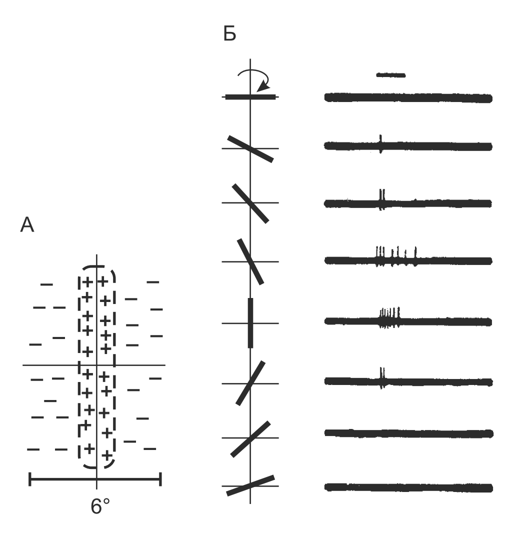


Рис. 4.5. Рецептивное поле нейрона зрительной коры мозга кошки (А) и ответы этого нейрона на вспыхивающие в рецептивном поле световые полоски разной ориентации (Б). А — плюсами отмечена возбудительная зона рецептивного поля, а минусами — две боковые тормозные зоны. Б — видно, что этот нейрон наиболее сильно реагирует на вертикальную и близкую к ней ориентацию

тационных колонок, нейроны которых имеют перекрывающиеся рецептивные поля, но разные предпочитаемые ориентации, образует так называемую сверхколонку.

Многие нейроны зрительной коры избирательно реагируют на определенные направления движения (**дирекциональные** детекторы) либо на какой-то цвет (**цветооппонентные** нейроны), а часть нейронов лучше всего отвечает на относительную удаленность объекта от глаз. Информация о разных признаках зрительных объектов (форма, цвет, движение) обрабатывается параллельно.

Для оценки передачи сигналов на разных уровнях зрительной системы часто используют регистрацию суммарных **вызванных потенциалов** (ВП), которые у человека можно одновременно отводить от сетчатки и от зрительной коры (см. рис. 4.4, Б). Сравнение вызванного световой вспышкой ответа сетчатки (ЭРГ) и ВП коры позволяет установить локализацию патологического процесса в зрительной системе.

4.2.10. Световая чувствительность

Абсолютная чувствительность зрения. Чтобы возникло зрительное ощущение, свет должен обладать некоторой минимальной (пороговой) энергией. Одна палочка может быть возбуждена всего 1 квантом света. Таким образом, чувствительность рецепторов сетчатки в наиболее благоприятных условиях световосприятия предельна. Одиночные палочки и колбочки сетчатки различаются по световой чувствительности незначительно. Однако количество фоторецепторов, посылающих сигналы на одну ганглиозную клетку, в центре и на периферии сетчатки различно. Количество колбочек в рецептивном поле в центре сетчатки примерно в 100 раз меньше количества палочек в рецептивном поле на периферии сетчатки. Соответственно и чувствительность палочковой системы в 100 раз выше, чем у колбочковой. Минимальное количество квантов света, необходимое для возникновения ощущения света в темноте, колеблется от 8 до 47.

> Чувствительность палочковой системы в 100 раз выше, чем у колбочковой.

4.2.11. Зрительная адаптация

При переходе от темноты к свету наступает временное ослепление, а затем чувствительность глаза постепенно снижается. Это приспособление зрительной системы к условиям яркой освещенности называется **световой адаптацией**. Обратное явление — **темновая адаптация** — наблюдается, когда из светлого помещения человек переходит в почти не освещенное помещение. В первое время он почти ничего не видит из-за пониженной возбудимости фоторецепторов и зрительных нейронов. Постепенно начинают выявляться контуры предметов, а затем различаются и их детали, так как чувствительность фоторецепторов и зрительных нейронов в темноте постепенно повышается.

> На чувствительность к свету оказывают влияние также звуковые, обонятельные и вкусовые сигналы.

Повышение световой чувствительности во время пребывания в темноте происходит неравномерно: в первые 10 минут она увеличивается в десятки раз, а затем, в течение часа — в десятки тысяч раз. Важную роль в этом процессе играет восстановление зрительных пигментов. Так как в темноте чувствительны только палочки, слабо освещенный предмет

виден лишь периферическим зрением. Существенную роль в адаптации, помимо зрительных пигментов, играет переключение связей между элементами сетчатки. В темноте площадь возбудительного центра рецептивного поля ганглиозной клетки увеличивается из-за ослабления кольцевого торможения, что приводит к увеличению световой чувствительности. Световая чувствительность глаза зависит и от влияний, идущих со стороны мозга. Освещение одного глаза понижает световую чувствительность неосвещенного глаза. Кроме того, на чувствительность к свету оказывают влияние также звуковые, обонятельные и вкусовые сигналы.

4.2.12. Дифференциальная чувствительность зрения

Если на освещенную поверхность с яркостью I падает добавочное освещение dI, то, согласно закону Вебера, человек заметит разницу в освещенности, только если $dI/I = K$, где K — константа, равная 0,01–0,015. Величину dI/I называют **дифференциальным порогом световой чувствительности**. Отношение dI/I при разных освещенностях постоянно и означает, что для восприятия разницы в освещенности двух поверхностей одна из них должна быть ярче другой на 1–1,5%.

4.2.13. Яркостной контраст

Взаимное латеральное торможение зрительных нейронов (см. главу 3) лежит в основе общего, или глобального, **яркостного контраста**. Так, серая полоска бумаги, лежащая на светлом фоне, кажется темнее такой же полоски, лежащей на темном фоне. Это объясняется тем, что светлый фон возбуждает множество нейронов сетчатки, а их возбуждение тормозит клетки, активированные полоской. Наиболее сильно латеральное торможение действует между близко расположенными нейронами, создавая эффект локального контраста. Происходит кажущееся усиление перепада яркости на границе поверхностей разной освещенности. Этот эффект называют также *подчеркиванием контуров*, или *эффектом Маха*: на границе яркого светового поля и более темной поверхности можно видеть две дополнительные линии (еще более яркую линию на границе светлого поля и очень темную линию на границе темной поверхности).

4.2.14. Слепящая яркость света

Слишком яркий свет вызывает неприятное ощущение ослепления. Значение слепящей яркости зависит от адаптации глаза: чем дольше была темновая адаптация, тем меньшая яркость света вызывает ослепление. Если в поле зрения попадают очень яркие объекты, они ухудшают различение сигналов на значительной части сетчатки. Так, на ночной дороге водителей ослепляют фары встречных машин. При тонких работах, связанных с напряжением зрения (длительное чтение, работа на компьютере, сборка мелких деталей), следует пользоваться только рассеянным светом, не ослепляющим глаза.

4.2.15. Инерция зрения, слитие мельканий, последовательные образы

Зрительное ощущение появляется не мгновенно. Прежде чем возникнет ощущение, в зрительной системе должны произойти многократные преобразования

и передача сигналов. Время «инерции зрения», необходимое для возникновения зрительного ощущения, в среднем равно 0,03–0,1 с. Это ощущение и исчезает не сразу после того, как прекратилось раздражение, — оно держится еще некоторое время. Если в темноте водить по воздуху горящей спичкой, то мы увидим светящуюся линию, так как быстро следующие одно за другим световые раздражения сливаются в непрерывное ощущение. Минимальная частота следования световых стимулов (например, вспышек света), при которой происходит объединение отдельных ощущений, называется критической **частотой слития мельканий.** При средних освещенностях эта частота равна 10–15 вспышкам в 1 секунд. На этом свойстве зрения основаны кино и телевидение: мы не видим промежутков между отдельными кадрами (24 кадра в секунду в кино), так как зрительное ощущение от одного кадра еще длится до появления следующего. Это и обеспечивает иллюзию непрерывности изображения и его движения.

Ощущения, продолжающиеся после прекращения раздражения, называются **последовательными образами**. Если посмотреть на включенную лампу и закрыть глаза, то она видна еще в течение некоторого времени. Если же после фиксации взгляда на освещенном предмете перевести взгляд на светлый фон, то некоторое время можно видеть негативное изображение этого предмета, т. е. светлые его части — темными, а темные — светлыми (отрицательный последовательный образ). Это объясняется тем, что возбуждение от освещенного объекта локально тормозит (адаптирует) определенные участки сетчатки; если после этого перевести взор на равномерно освещенный экран, то его свет сильнее возбудит те участки, которые не были возбуждены ранее.

4.2.16. Цветовое зрение

Весь видимый нами спектр электромагнитных излучений заключен между коротковолновым (длина волны 400 нм) излучением, которое мы называем фиолетовым цветом, и длинноволновым излучением (длина волны 700 нм), называемым красным цветом. Остальные цвета видимого спектра (синий, зеленый, желтый и оранжевый) имеют промежуточные значения длины волны. Смешение лучей всех цветов дает белый цвет. Он может быть получен и при смешении двух так называемых парных дополнительных цветов: красного и синего, желтого и синего. Если произвести смешение трех основных цветов — красного, зеленого и синего, — то могут быть получены любые цвета.

Смешение лучей всех цветов дает белый цвет.

Максимальным признанием пользуется трехкомпонентная теория Г. Гельмгольца, согласно которой цветовое восприятие обеспечивается тремя типами колбочек с различной цветовой чувствительностью. Одни из них чувствительны к красному цвету, другие — к зеленому, а третьи — к синему. Всякий цвет оказывает воздействие на все три элемента, но в разной степени. Эта теория прямо подтверждена в опытах, в которых измеряли поглощение излучений с разной длиной волны в одиночных колбочках сетчатки человека.

Частичная цветовая слепота была описана в конце XVIII в. Д. Дальтоном, который сам страдал ею. Поэтому аномалию цветовосприятия обозначили термином **дальтонизм**. Дальтонизм встречается у 8% мужчин; его связывают с отсутствием определенных генов в определяющей пол хромосоме. Для диагностики дальтонизма, важной при профессиональном отборе, используют полихроматиче-

ские таблицы. Люди, страдающие им, не могут быть полноценными водителями транспорта, так как могут не различать цвет огней светофоров и дорожных знаков. Существуют три разновидности частичной цветовой слепоты: *протанопия*, *дейтеранопия* и *тританопия*. Каждая из них характеризуется отсутствием восприятия одного из трех основных цветов. Люди, страдающие протанопией («краснослепые»), не воспринимают красный цвет, сине-голубые лучи кажутся им бесцветными. Лица, страдающие дейтеранопией («зеленослепые»), не отличают зеленые цвета от темно-красных и голубых. При тританопии (редко встречающейся аномалии цветового зрения) не воспринимаются лучи синего и фиолетового цвета. Все перечисленные виды частичной цветовой слепоты хорошо объясняются трехкомпонентной теорией. Каждый из них является результатом отсутствия одного из трех колбочковых цветовоспринимающих веществ.

4.2.17. Восприятие пространства

Остротой зрения (лат. *visus*) называется максимальная способность различать отдельные детали объектов. Ее определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые различает глаз, т. е. видит отдельно, а не слитно. Нормальный глаз различает две точки, расстояние между которыми составляет 1 угловую минуту. Максимальную остроту зрения имеет центр сетчатки — желтое пятно. К периферии от него острота зрения намного меньше. Острота зрения измеряется при помощи специальных таблиц, которые состоят из нескольких рядов букв или незамкнутых окружностей различной величины. Острота зрения, определенная по таблице, выражается в относительных величинах, причем нормальная острота принимается за единицу. Встречаются люди, обладающие сверхостротой зрения (*visus* больше 2).

> Максимальную остроту зрения имеет центр сетчатки — желтое пятно.

Поле зрения. Если фиксировать взглядом небольшой предмет, то его изображение проецируется на желтое пятно сетчатки. В этом случае мы видим предмет центральным зрением. Его угловой размер у человека составляет всего 1,5–2 угловых градуса. Предметы, изображения которых падают на остальные участки сетчатки, воспринимаются периферическим зрением. Пространство, видимое глазом при фиксации взгляда в одной точке, называется **полем зрения.** Измерение границы поля зрения производят по периметру. Границы поля зрения для бесцветных предметов составляют книзу 70°, кверху — 60°, внутрь — 60° и кнаружи — 90°. Поля зрения обоих глаз у человека частично совпадают, что имеет большое значение для восприятия глубины пространства. Поля зрения для различных цветов неодинаковы и меньше, чем для черно-белых объектов.

Бинокулярное зрение — это видение двумя глазами. При взгляде на какой-либо предмет у человека с нормальным зрением не возникает ощущения двух предметов, хотя и имеется два изображения на двух сетчатках. Изображение каждой точки этого предмета попадает на так называемые *корреспондирующие*, или соответственные, участки двух сетчаток, и в восприятии человека два изображения сливаются в одно. Если надавить слегка на один глаз сбоку, то начнет двоиться в глазах, потому что нарушилось соответствие сетчаток. Если же смотреть на близкий предмет, то изображение какой-либо более отдаленной точки попадает на *диспаратные* (неидентичные) точки двух сетчаток. Диспарация играет большую

роль в оценке расстояния и, следовательно, в видении глубины пространства. Человек способен заметить изменение глубины, создающее сдвиг изображения на сетчатках на несколько угловых секунд. *Бинокулярное слитие*, или объединение сигналов от двух сетчаток в единый нервный образ, происходит в первичной зрительной коре мозга.

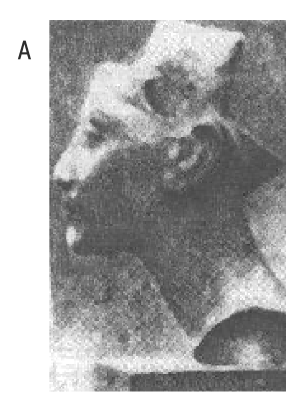
Оценка величины объекта. Величина знакомого предмета оценивается как функция величины его изображения на сетчатке и расстояния предмета от глаз. В случае, когда расстояние до незнакомого предмета оценить трудно, возможны грубые ошибки в определении его величины.

Оценка расстояния. Восприятие глубины пространства и оценка расстояния до объекта возможны как при зрении одним глазом (**монокулярное** зрение), так и двумя глазами (**бинокулярное** зрение). Во втором случае оценка расстояния гораздо точнее. Некоторое значение в оценке близких расстояний при монокулярном зрении имеет явление аккомодации. Для оценки расстояния имеет значение также то, что знакомый предмет кажется ближе.

Зрительное ощущение при неподвижных глазах и объектах исчезает через 1–2 с.

Роль движения глаз для зрения. При рассматривании любых предметов глаза двигаются. Глазные движения осуществляют 6 мышц, прикрепленных к глазному яблоку. Движение двух глаз совершается одновременно и содружественно. Рассматривая близкие предметы, необходимо сводить (**конвергенция**), а рассматривая далекие предметы — разводить зрительные оси двух глаз (**дивергенция**). Кроме того, важная роль движений глаз для зрения определяется также тем, что для непрерывного получения мозгом зрительной информации необходимо движение изображения на сетчатке. Импульсы в зрительном нерве возникают в момент включения и выключения светового изображения. При длящемся действии света на одни и те же фоторецепторы импульсация в волокнах зрительного нерва быстро прекращается и зрительное ощущение при неподвижных глазах и объектах исчезает через 1–2 с. Если на глаз поставить присоску с крохотным источником света, то человек видит его только в момент включения или выключения, так как этот раздражитель движется вместе с глазом и, следовательно, неподвижен по отношению к сетчатке. Чтобы преодолеть такое приспособление (адаптацию) к неподвижному изображению,

А



Б

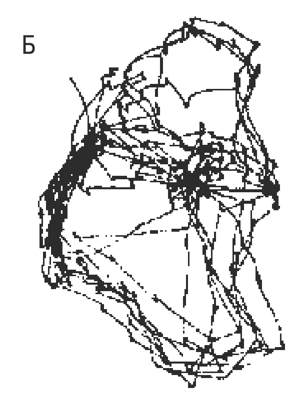


Рис. 4.6. Траектория движения глаз (Б) при осматривании изображения Нефертити (А)

глаз при рассматривании любого предмета производит не ощущаемые человеком непрерывные скачки (**саккады**). Вследствие каждого скачка изображение на сетчатке смещается с одних фоторецепторов на другие, вновь вызывая импульсацию ганглиозных клеток. Продолжительность каждого скачка равна сотым долям секунды, а амплитуда его не превышает 20 угловых градусов.

Чем сложнее рассматриваемый объект, тем сложнее траектория движения глаз при его разглядывании. Они как бы «прослеживают» контуры изображения (рис. 4.6), задерживаясь на наиболее информативных его участках (например, в лице это — глаза). Кроме скачков, глаза непрерывно мелко дрожат и дрейфуют (медленно смещаются с точки фиксации взора). Эти движения также важны для зрительного восприятия.

4.3. Слуховая система

В связи с возникновением речи как средства межличностного общения слух у человека играет особенно важную роль. Акустические (звуковые) сигналы представляют собой колебания воздуха с разной частотой и силой. Они возбуждают слуховые рецепторы, находящиеся в улитке внутреннего уха. Рецепторы активируют первые слуховые нейроны, после чего сенсорная информация передается в слуховую область коры мозга через ряд последовательных отделов, которых особенно много в слуховой системе.

4.3.1. Структура и функции наружного и среднего уха

Наружный слуховой проход проводит звуковые колебания к *барабанной перепонке*, отделяющей **наружное ухо** от барабанной полости, или **среднего уха**. Это тонкая перегородка, которая колеблется при действии звуковых колебаний, пришедших к ней через наружный слуховой проход. В среднем ухе находятся три косточки: *молоточек*, *наковальня* и *стремечко*, которые последовательно передают колебания барабанной перепонки во внутреннее ухо. Благодаря особенностям геометрии слуховых косточек эти колебания передаются уменьшенными в амплитуде, но увеличенными в силе. Именно поэтому даже слабые звуковые волны способны привести к колебаниям жидкости в улитке.

4.3.2. Структура и функции внутреннего уха

Во внутреннем ухе находится **улитка**, содержащая слуховые рецепторы. Улитка представляет собой костный спиральный канал, который по всей длине разделен вестибулярной и основной мембранами на три хода: верхний, средний и нижний (рис. 4.7). Полость среднего канала не сообщается с полостью других каналов и заполнена эндолимфой, а верхний и нижний каналы сообщаются друг с другом и заполнены перилимфой. Внутри среднего канала улитки на основной мембране расположен **спиральный (кортиев) орган**, содержащий **рецепторные волосковые клетки**, которые трансформируют механические колебания в электрические потенциалы. Колебания мембраны овального окна вызывают колебания перилимфы в верхнем и нижнем каналах, кроме того, начинает колебаться и основная мембрана. На ней расположены два вида рецепторных волосковых клеток: внутренние и наружные.

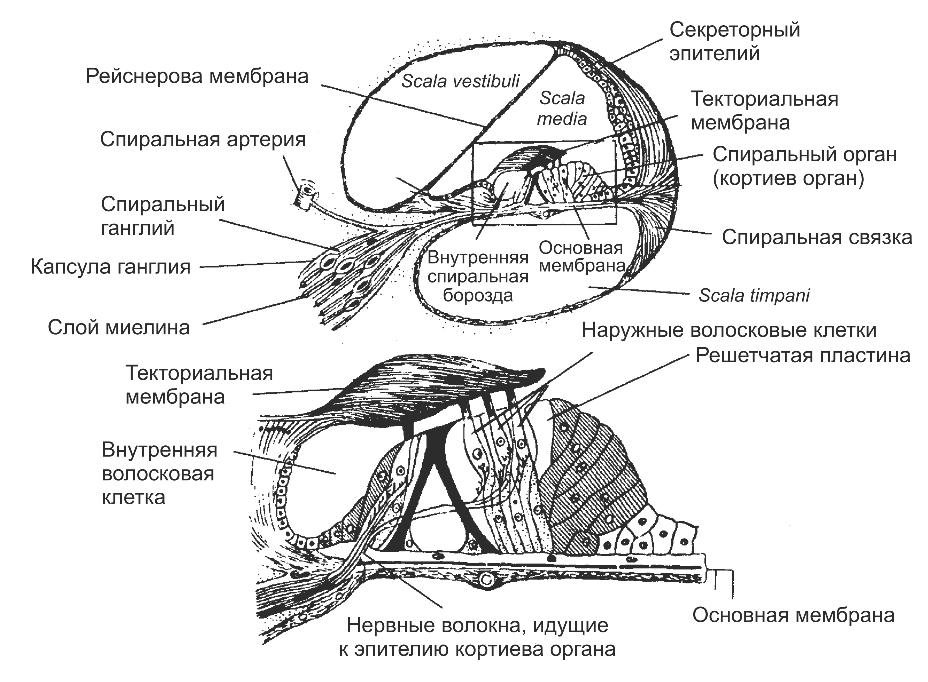


Рис. 4.7. Поперечный разрез завитка улитки с увеличенной частью спирального (кортиева) органа, очерченной сверху прямоугольником

Механизмы слуховой рецепции. При действии звука возникают колебания основной мембраны улитки. В результате этого длинные волоски рецепторов касаются нависающей над ними текторинальной мембраны и немного сгибаются. Это, в свою очередь, приводит к натяжению тончайших нитей, которые открывают ионные каналы в мембране рецептора. Возникает ионный ток через мембрану, пресинаптическое окончание волосковой клетки деполяризуется. Это приводит к выходу в синаптическую щель нейромедиатора (глутамата или аспартата). Медиатор действует на постсинаптическую мембрану афферентного волокна, вызывая генерацию в нем возбуждающего постсинаптического потенциала и импульсов, которые распространяются по волокну в нервные центры.

Передача в мозг акустической информации. Сигналы от волосковых клеток поступают в мозг по 32 000 афферентных нервных волокон, входящих в состав кохлеарной ветви 8-го черепно-мозгового нерва. Они являются дендритами ганглиозных нервных клеток спирального ганглия. По волокнам слухового нерва даже в тишине следуют спонтанные импульсы с частотой до 100 имп./с. При звуковом раздражении частота импульсации в волокнах увеличивается и остается повышенной в течение всего периода, когда действует звук. Степень учащения разрядов различна у разных волокон и связана с интенсивностью и частотой звукового воздействия. В центральных отделах слуховой системы много нейронов, возбуждение которых длится в течение всего периода действия звука, а в слуховой коре разряды ряда нейронов длятся десятки секунд после его прекращения.

4.3.3. Анализ частоты звука (высоты тона)

При действии звуков разной частоты возбуждаются разные рецепторные клетки кортиева органа. В улитке сочетаются два типа кодирования высоты звука: пространственный и временной. *Пространственное кодирование* основано на определенном расположении возбужденных рецепторов на основной мембране. При действии низких и средних тонов кроме пространственного осуществляется и *временное кодирование*: частота следования импульсов в волокнах слухового нерва повторяет частоту звуковых колебаний. Нейроны всех уровней слуховой системы настроены на определенную частоту и интенсивность звука. Для каждого нейрона может быть найдена оптимальная частота звука, на которую порог его реакции минимален. Частотно-пороговые кривые разных клеток не совпадают, в совокупности перекрывая весь частотный диапазон слышимых звуков, что обеспечивает их полноценное восприятие.

Для каждого нейрона может быть найдена оптимальная частота звука, на которую порог его реакции минимален.

Анализ интенсивности звука. Сила звука кодируется частотой импульсации и числом возбужденных нейронов. При слабом стимуле в реакцию вовлекается лишь небольшое количество наиболее чувствительных нейронов, а при усилении звука в реакции участвует все большее количество дополнительных нейронов с более высокими порогами.

4.3.4. Слуховые ощущения

Тональность (частота) звука. Человек воспринимает звуковые колебания с частотой от 16 до 20 000 Гц. Этот диапазон соответствует 10–11 октавам. Верхняя граница частоты воспринимаемых звуков зависит от возраста: она постепенно понижается (в старости часто не слышат высоких тонов). Различение частоты звука характеризуется тем минимальным различием по частоте двух близких звуков, которое еще улавливается человеком. При низких и средних частотах человек способен заметить различия в 1–2 Гц. Встречаются люди с абсолютным слухом: они способны точно узнавать и обозначать любой звук даже при отсутствии звука для сравнения.

Люди с абсолютным слухом способны точно узнавать и обозначать любой звук даже при отсутствии звука для сравнения.

Слуховая чувствительность. Минимальную силу звука, слышимого человеком в половине случаев его предъявления, называют **абсолютным порогом слуховой чувствительности**. Пороги слышимости сильно зависят от частоты звука. В области частот от 1000 до 4000 Гц слух человека максимально чувствителен. В этих пределах слышен звук, имеющий ничтожную энергию. При звуках ниже 1000 и выше 4000 Гц чувствительность резко уменьшается: например при 20 и при 20 000 Гц пороговая энергия звука в 1 млн раз выше (нижняя кривая *AEFGD* на рис. 4.8). При усилении звука можно дойти до возникновения неприятного ощущения давления и даже боли в ухе. Звуки такой силы характеризуют верхний предел слышимости (кривая *ABCD* на рис. 4.8) и ограничивают область нормального слухового восприятия. Внутри этой области лежат и так называемые **речевые поля**, в пределах которых распределяются звуки речи.

Громкость звука. Кажущуюся громкость звука следует отличать от его физической силы. Ощущение громкости не идет строго параллельно нарастанию ин-

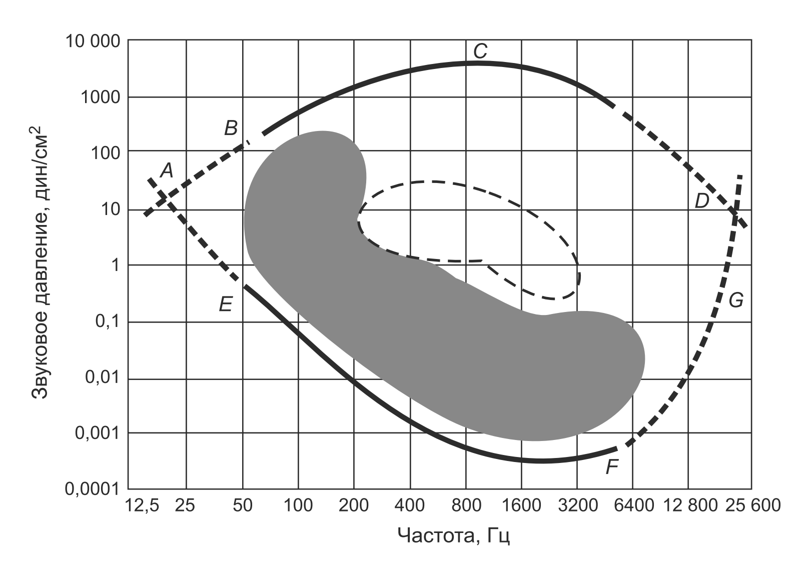


Рис. 4.8. Область звукового восприятия человека. Зависимость пороговой интенсивности звука (ось ординат) от частоты тональных звуков (ось абсцисс). Кривая *AEFGD* — абсолютные пороги восприятия; *ABCD* — пороги болевого ощущения при действии громких звуков

тенсивности звучания. Единицей громкости звука является *бел*. Эта единица представляет собой десятичный логарифм отношения действующей интенсивности звука к пороговой его интенсивности. На практике обычно используется в качестве единицы громкости децибел (дБ), т. е. 0,1 бела.

Дифференциальный порог по громкости в среднем диапазоне слышимых частот (1000 Гц) составляет всего 0,59 дБ, а на краях шкалы частот доходит до 3 дБ. Максимальный уровень громкости звука, вызывающий болевое ощущение, равен 130–140 дБ над порогом слышимости человека. Громкие и длительные звуки (например, рок-музыка, рев реактивного двигателя) приводят к поражению рецепторных клеток и к снижению слуха.

Громкие и длительные звуки (например, рок-музыка, рев реактивного двигателя) приводят к поражению рецепторных клеток и к снижению слуха.

Адаптация. Если на ухо долго действует тот или иной звук, то чувствительность к нему падает. Степень этого снижения чувствительности (адаптации) зависит от длительности, силы звука и его частоты. Нейронными механизмами слуховой адаптации являются латеральное и возвратное торможение. Известно также, что сокращения мышц среднего уха могут изменять энергию сигнала, передающуюся на улитку.

Бинауральный слух. Человек и животные обладают пространственным слухом, т. е. способностью определять положение источника звука в пространстве. Это свойство основано на наличии бинаурального слуха, или слушания двумя ушами. Острота бинаурального слуха у человека очень высока: положение источника звука определяется с точностью порядка 1 углового градуса. Основой этого служит способность нейронов слуховой системы оценивать различия во

времени прихода звука на правое и левое ухо и интенсивности звука на каждом ухе. Если источник звука находится в стороне от средней линии головы, то звуковая волна приходит на одно ухо несколько раньше и имеет большую силу, чем на другом ухе. Оценка удаленности источника звука от организма связана с ослаблением звука и изменением его тембра.

При раздельной стимуляции правого и левого уха через наушники задержка между звуками уже в 11 мкс или различие в интенсивности двух звуков на 1 дБ приводят к кажущемуся сдвигу локализации источника звука от средней линии в сторону более раннего или более сильного звука. В слуховых центрах имеются нейроны с острой настройкой на определенный диапазон интерауральных различий по времени и интенсивности. Найдены также клетки, реагирующие лишь на определенное направление движения источника звука в пространстве.

4.4. Вестибулярная система

Вестибулярная система играет важную роль в пространственной ориентации человека. Она получает, передает и анализирует информацию об ускорениях или замедлениях, возникающих в процессе прямолинейного или вращательного движения, а также при изменении положения головы в пространстве. При равномерном движении или в условиях покоя рецепторы вестибулярной системы не возбуждаются. Импульсы от вестибулорецепторов вызывают перераспределение тонуса скелетной мускулатуры, что обеспечивает сохранение равновесия тела.

4.4.1. Строение и функции рецепторного вестибулярного аппарата

Периферическим отделом вестибулярной системы является **вестибулярный аппарат**, расположенный в пирамиде височной кости. Он состоит из *преддверия* и трех *полукружных каналов*. Полукружные каналы (рис. 4.9) располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Один из концов каждого канала расширен (*ампула*). Вестибулярный аппарат включает в себя также два *мешочка*. В них на возвышениях находится отолитовый аппарат: скопления рецепторных клеток. Выступающая в полость мешочка рецепторная клетка оканчивается длинным подвижным волоском и 60–80 склеенными неподвижными волосками. Они пронизывают желеобразную мембрану, содержащую кристаллики карбоната кальция — *отолиты*. Волосковые клетки возбуждаются при скольжении отолитовой мембраны по волоскам, т. е. при их сгибании.

> При равномерном движении рецепторы вестибулярной системы не возбуждаются.

В перепончатых полукружных каналах, заполненных эндолимфой, рецепторные волосковые клетки сконцентрированы в ампулах. Во время угловых ускорений эндолимфа приходит в движение, волоски сгибаются и волосковые клетки возбуждаются. При противоположно направленном движении они тормозятся. Это связано с тем, что отклонение волоска в одну сторону приводит к открыванию каналов и деполяризации волосковой клетки, а отклонение в противоположном направлении закрывает каналы и гиперполяризует рецептор. В волосковых клетках преддверия и ампулы при их сгибании генерируется рецепторный потенциал,

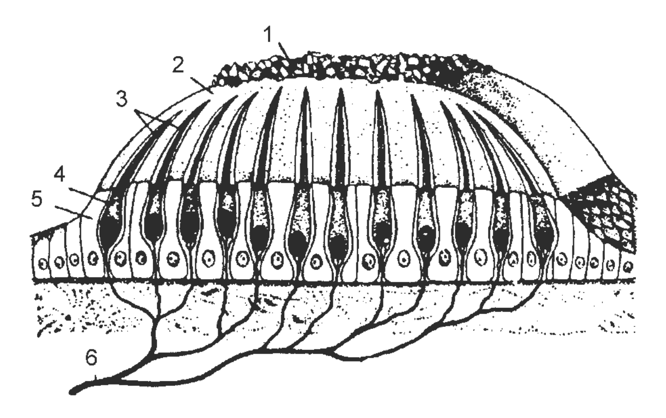


Рис. 4.9. Строение отолитового аппарата

1 — отолиты; 2 — отолитовая мембрана; 3 — волоски рецепторных клеток; 4 — рецепторные клетки; 5 — опорные клетки; 6 — нервные волокна

который усиливает выделение ацетилхолина и через синапсы активирует окончания волокон вестибулярного нерва.

Волокна вестибулярного нерва (отростки биполярных нейронов) направляются в продолговатый мозг. Импульсы, приходящие по этим волокнам, активируют нейроны бульбарного вестибулярного комплекса (ядра: преддверное верхнее Бехтерева, преддверное латеральное Дейтерса, Швальбе и др.). Отсюда сигналы направляются во многие отделы ЦНС: спинной мозг, мозжечок, глазодвигательные ядра, кору мозга, ретикулярную формацию и вегетативные ганглии.

4.4.2. Электрические явления в вестибулярной системе

Даже в полном покое в волокнах вестибулярного нерва регистрируется спонтанная импульсация. Частота разрядов в нерве повышается при поворотах головы в одну сторону и тормозится при поворотах в другую сторону (детекция направления движения). Две трети волокон обнаруживают эффект адаптации (уменьшение частоты разрядов) во время длящегося действия углового ускорения. Нейроны вестибулярных ядер обладают способностью реагировать и на изменение положения конечностей, повороты тела, сигналы от внутренних органов, т. е. осуществлять синтез информации, поступающей из разных источников.

4.4.3. Рефлексы, связанные с вестибулярной стимуляцией

Нейроны вестибулярных ядер обеспечивают контроль и управление различными двигательными реакциями. Вестибуло-спинальные влияния изменяют импульсацию нейронов сегментарных уровней спинного мозга. Так осуществляется динамическое перераспределение тонуса скелетной мускулатуры и включаются рефлекторные реакции, необходимые для сохранения равновесия. В вестибуло-вегетативные реакции вовлекаются сердечно-сосудистая система, желудочно-кишечный тракт и другие внутренние органы. При сильных и длительных нагрузках на вестибулярный аппарат возникает болезнь движения (например, морская болезнь). Вестибуло-глазодвигательные рефлексы (глазной нистагм) состоят в мед-

ленном ритмическом движении глаз в противоположную вращению сторону, сменяющемся их скачком обратно. Возникновение и характеристики вращательного глазного нистагма — важные показатели состояния вестибулярной системы, которые широко используются в эксперименте и клинике.

4.4.4. Основные афферентные пути и проекции вестибулярных сигналов

Существует два основных пути поступления вестибулярных сигналов в кору мозга: *прямой* — через вентральное постлатеральное ядро и *непрямой* — через вентролатеральное ядро. В коре основные афферентные проекции вестибулярного аппарата локализованы в задней части постцентральной извилины. В моторной коре кпереди и книзу от центральной борозды обнаружена вторая вестибулярная зона. Локализация вестибулярной зоны в коре мозга человека окончательно не выяснена.

4.4.5. Функции вестибулярной системы

Вестибулярная система помогает ориентироваться в пространстве при активном и пассивном движении. При пассивном движении лабиринтный аппарат с помощью корковых отделов системы анализирует и запоминает направление движения и повороты. Следует подчеркнуть, что в нормальных условиях пространственная ориентировка обеспечивается совместной деятельностью зрительной и вестибулярной систем.

При сильных и длительных нагрузках на вестибулярный аппарат возникает болезнь движения (например, морская болезнь).

Чувствительность вестибулярной системы здорового человека очень высока: отолитовый аппарат позволяет воспринять ускорение прямолинейного движения, равное всего 2 см/с^2. Порог различения наклона головы в сторону — всего около 1 углового градуса, а вперед и назад — 1,5–2 угловых градуса. Рецепторная система полукружных каналов позволяет человеку замечать ускорения вращения в 2–3 угловых градуса в 1 с^2.

4.5. Соматосенсорная система

В соматосенсорную систему входят система кожной чувствительности и чувствительная система скелетно-мышечного аппарата, главная роль в которой принадлежит проприоцепции.

4.5.1. Кожная рецепция

Кожные рецепторы сосредоточены на огромной кожной поверхности (1,4–2,1 м^2). В коже находится множество рецепторов, чувствительных к прикосновению, давлению, вибрации, теплу и холоду, а также к болевым раздражениям. Они весьма различны по строению, локализуются на разной глубине кожи и распределены неравномерно по ее поверхности. Больше всего их в коже пальцев рук, ладоней, подошв, губ и половых органов. У человека в коже с волосяным покровом (90% всей кожной поверхности) основным типом рецепторов являются свободные окончания нервных волокон, идущих вдоль мелких сосудов, а также более глубоко лока-

лизованные разветвления тонких нервных волокон, оплетающих волосяную сумку. Эти окончания обеспечивают высокую чувствительность волос к прикосновению. Рецепторами прикосновения являются также осязательные мениски (диски Меркеля), образованные в нижней части эпидермиса контактом свободных нервных окончаний с модифицированными эпителиальными структурами. Их особенно много в коже пальцев рук.

В коже, лишенной волосяного покрова, находят много осязательных телец (**тельца Мейснера**). Они локализованы в сосочковом слое кожи пальцев рук и ног, ладонях, подошвах, губах, языке, половых органах и сосках груди. Другими инкапсулированными нервными окончаниями, но более глубоко расположенными, являются пластинчатые тельца, или **тельца Пачини** (рецепторы давления и вибрации). Они имеются также в сухожилиях, связках, брыжейке.

Теории кожной чувствительности многочисленны и во многом противоречивы. Наиболее распространено представление о наличии специфических рецепторов для четырех основных видов кожной чувствительности: *тактильной*, *тепловой*, *холодовой* и *болевой*. Исследования электрической активности одиночных нервных окончаний и волокон свидетельствуют о том, что многие из них воспринимают лишь механические или температурные стимулы.

Механизмы возбуждения кожных рецепторов. Механический стимул приводит к деформации мембраны рецептора. В результате этого электрическое сопротивление мембраны уменьшается, т. е. увеличивается ее проницаемость для ионов. Через мембрану рецептора начинает течь ионный ток, приводящий к генерации рецепторного потенциала. При достижении рецепторным потенциалом критического уровня деполяризации генерируются импульсы, распространяющиеся по волокну в центральную нервную систему.

Адаптация кожных рецепторов. По скорости адаптации при длящемся действии раздражителя большинство кожных рецепторов подразделяются на быстро и медленно адаптирующиеся. Наиболее быстро адаптируются тактильные рецепторы, расположенные в волосяных фолликулах, а также пластинчатые тельца. Адаптация кожных механорецепторов приводит к тому, что мы перестаем ощущать постоянное давление одежды или привыкаем носить на роговице глаз контактные линзы.

Адаптация кожных механорецепторов приводит к тому, что мы перестаем ощущать постоянное давление одежды или привыкаем носить на роговице глаз контактные линзы.

4.5.2. Свойства тактильного восприятия

Ощущение прикосновения и давления на кожу довольно точно локализуется человеком на определенном участке кожной поверхности. Эта локализация вырабатывается и закрепляется в онтогенезе при участии зрения и проприоцепции. **Абсолютная тактильная чувствительность** существенно различается в разных частях кожи: от 50 мг до 10 г. Пространственное различение на кожной поверхности, т. е. способность человека раздельно воспринимать прикосновения к двум соседним точкам кожи, также сильно отличается в разных ее участках. На языке порог пространственного различия равен 0,5 мм, а на коже спины — более 60 мм. Эти отличия связаны главным образом с различными размерами кожных рецептивных полей (от 0,5 мм^2 до 3 см^2) и со степенью их перекрытия.

4.5.3. Температурная рецепция

Температура тела человека колеблется в сравнительно узких пределах. Поэтому информация о температуре внешней среды, необходимая для терморегуляции, имеет особо важное значение. **Терморецепторы** располагаются в коже, на роговице глаза, в слизистых оболочках, а также в гипоталамусе. Больше всего терморецепторов в коже лица и шеи. Они подразделяются на *холодовые* и *тепловые* (последних намного меньше). Полагают, что терморецепторами могут быть немиелинизированные окончания дендритов афферентных нейронов.

Терморецепторы подразделяются на *специфические* и *неспецифические*. Первые отвечают лишь на температурное воздействие, вторые реагируют и на механическое раздражение. Рецептивные поля большинства терморецепторов локальны. Терморецепторы реагируют на изменение температуры повышением частоты импульсов, устойчиво длящимся в течение всего времени действия стимула. Это повышение пропорционально изменению температуры, причем постоянная частота разрядов у тепловых рецепторов наблюдается в диапазоне температур от +20 до +50°С, а у холодовых — от +10 до +4°С. Дифференциальная чувствительность терморецепторов велика: достаточно изменить температуру на 0,2°С, чтобы вызвать длительные изменения их импульсации.

Температурное ощущение человека зависит как от абсолютного значения температуры, так и от разницы температуры кожи и действующего раздражителя, его площади и места приложения. Так, если руку держали в воде с температурой +27°С, то в первый момент после переноса руки в воду, нагретую до +25°С, она кажется холодной. Однако уже через несколько секунд становится возможной оценка абсолютной температуры.

4.5.4. Болевая рецепция

Болевая, или **ноцицептивная**, чувствительность имеет особое значение для выживания организма, так как сигнализирует о действии чрезмерно сильных и вредных факторов. В симптомокомплексе многих заболеваний боль — одно из первых, а иногда и единственное проявление патологии и важный показатель для диагностики.

До сих пор неясно, есть ли специфические **болевые рецепторы**. Сформулированы две альтернативные гипотезы об организации болевого восприятия:

- существуют специфические болевые рецепторы (свободные нервные окончания с высоким порогом реакции);
- специфических болевых рецепторов не существует, и боль возникает при сверхсильном раздражении любых рецепторов.

В электрофизиологических опытах обнаружено, что некоторые волокна (типа *C*) реагируют преимущественно на чрезмерные механические, а другие — на чрезмерные тепловые воздействия. При болевых раздражениях импульсы возникают также в волокнах другого типа (*A*). Соответственно разной скорости проведения импульсов в волокнах типа *C* и *A* отмечается двойное ощущение боли: вначале четкое по локализации и короткое, а затем — длительное, разлитое и сильное («жгучее»).

Механизм возбуждения рецепторов при болевых воздействиях пока не выяснен. Предполагают, что значимыми являются изменения *pH* ткани в области нерв-

ного окончания, так как этот фактор обладает болевым эффектом при концентрациях водородных ионов, встречающихся в реальных условиях. Таким образом, наиболее общей причиной возникновения боли можно считать изменение концентрации этих ионов при токсическом воздействии на дыхательные ферменты или при механическом или термическом повреждении клеточных мембран.

Адаптация болевых рецепторов возможна: ощущение укола от продолжающей оставаться в коже иглы быстро проходит. Однако в очень многих случаях болевые рецепторы не обнаруживают существенной адаптации, что делает страдания больного особенно длительными и требует применения анальгетиков.

Болевые раздражения вызывают ряд рефлекторных соматических и вегетативных реакций. Если эти реакции выражены умеренно, то они имеют приспособительное значение, но могут привести и к тяжелым патологическим эффектам («болевой шок»). При болевых воздействиях на кожу человек локализует их достаточно точно, но при заболеваниях внутренних органов часты так называемые *отраженные боли*, проецирующиеся в определенные части кожной поверхности (зоны Захарьина—Геда). Так, при стенокардии кроме болей в области сердца ощущается боль в левой руке и лопатке. При тактильных, температурных и болевых раздражениях «активных» точек кожной поверхности (иглоукалывание или акупунктура) включаются цепи рефлекторных реакций, опосредуемых центральной и вегетативной нервной системой. Они могут избирательно изменять кровоснабжение и трофику тех или иных органов и тканей.

4.5.5. Мышечная и суставная рецепция (проприоцепция)

В мышцах человека содержатся три типа специализированных рецепторов: *первичные окончания веретен*, *вторичные окончания веретен* и *сухожильные рецепторы Гольджи*. Эти рецепторы реагируют на механические раздражения и участвуют в координации движений, являясь источником информации о состоянии двигательного аппарата (см. также главу 5).

Веретена дают мозгу информацию о длине мышцы и ее изменениях.

Мышечное веретено имеет длину в несколько миллиметров, ширину в десятые доли миллиметра, одето капсулой и расположено в толще мышцы. В расслабленной мышце импульсация, идущая от веретен, невелика, но они реагируют повышением частоты разрядов на удлинение мышцы. Таким образом, веретена дают мозгу информацию о длине мышцы и ее изменениях. Импульсация, идущая от веретен, в спинном мозге возбуждает мотонейроны своей мышцы и тормозит мотонейроны мышцы-антагониста, а также возбуждает мотонейроны сгибателей и тормозит мотонейроны разгибателей.

Сухожильные рецепторы информируют мозг о силе, развиваемой мышцей.

Сухожильные рецепторы Гольджи находятся в зоне соединения мышечных волокон с сухожилием и расположены последовательно по отношению к мышечным волокнам. Они слабо реагируют на растяжение мышцы, но возбуждаются при ее сокращении, причем их импульсация пропорциональна силе сокращения. Поэтому сухожильные рецепторы информируют мозг о силе, развиваемой мышцей. Идущие от этих рецепторов волокна в спинном мозге вызывают торможение мотонейронов собственной мышцы и возбуждение мотонейронов мышцы-антагониста. Информация от мышечных рецепторов по восходящим

путям спинного мозга поступает в высшие отделы центральной нервной системы, включая кору большого мозга.

Суставные рецепторы изучены меньше, чем мышечные. Известно, что они реагируют на положение сустава и на изменения суставного угла, участвуя таким образом в системе обратных связей от двигательного аппарата.

4.5.6. Передача и переработка соматосенсорной информации

Чувствительность кожи и ощущение движения связаны с проведением в мозг сигналов от рецепторов по двум основным путям, или трактам: лемнисковому и спиноталамическому, различающимся по своим свойствам.

Лемнисковый путь передает в мозг сигналы о прикосновении к коже, давлении на нее и движениях в суставах. Отличительная особенность этого пути — быстрая передача в мозг наиболее точной информации, дифференцированной по силе и месту воздействия.

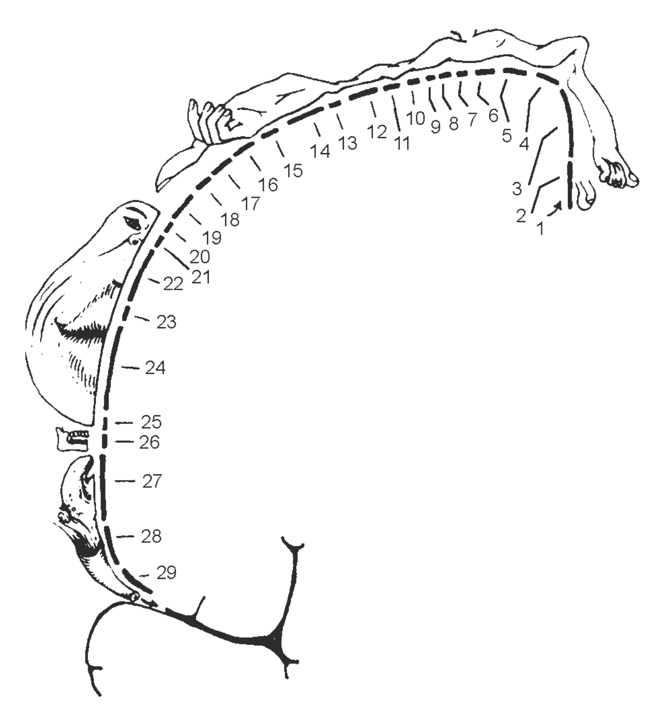


Рис. 4.10. Корковое представительство кожной чувствительности

Расположение в соматосенсорной зоне коры больших полушарий мозга человека проекций различных частей тела: 1 — половые органы; 2 — пальцы ноги; 3 — ступня; 4 — голень; 5 — бедро; 6 — туловище; 7 — шея; 8 — голова; 9 — плечо; 10, 11 —локоть; 12 — предплечье; 13 — запястье; 14 — кисть; 15 – 19 — пальцы руки; 20 — глаза; 21 — нос; 22 — лицо; 23 — верхняя губа; 24, 26 — зубы; 25 — нижняя губа; 27 — язык; 28 — глотка; 29 — внутренние органы. Размеры изображений частей тела соответствуют размерам их сенсорного представительства

По мере перехода на все более высокие уровни изменяются некоторые важные свойства нейронов лемнискового пути. Значительно увеличиваются рецептивные поля нейронов (в продолговатом мозге — в 2–30 раз, а в коре мозга — в 15–100 раз). Несмотря на увеличение размеров рецептивных полей, нейроны остаются достаточно специфичными (нейроны поверхностного прикосновения, глубокого прикосновения, нейроны движения в суставах и нейроны положения или угла сгибания суставов). Для корковой части лемнискового пути характерна четкая топографическая организация, т. е. проекция кожной поверхности осуществляется в центры мозга по принципу «точка в точку». При этом площадь коркового представительства той или иной части тела определяется ее функциональной значимостью: формируется так называемый «сенсорный гомункулюс» (рис. 4.10). Роль соматосенсорной коры состоит в интегральной оценке соматосенсорных сигналов, включении их в сферу сознания и в сенсорное обеспечение выработки новых двигательных навыков.

Площадь коркового представительства той или иной части тела определяется ее функциональной значимостью: формируется так называемый «сенсорный гомункулюс».

Спиноталамический путь значительно отличается от лемнискового сравнительно медленной передачей афферентных сигналов, нечетко дифференцированной информацией о свойствах раздражителя и не очень четкой ее топографической локализацией. Он служит для передачи температурной, всей болевой и в значительной мере тактильной чувствительности.

Болевая чувствительность практически не представлена на корковом уровне (раздражение коры мозга не вызывает боли), поэтому считают, что высшим центром болевой чувствительности является таламус, где 60% нейронов в соответствующих ядрах четко реагирует на болевое раздражение. Таким образом, спиноталамическая система играет важную роль в организации генерализованных ответов на действие болевых, температурных и тактильных раздражителей.

4.6. Обонятельная система

Рецепторы обонятельной системы расположены в области верхних носовых ходов. **Обонятельный эпителий** имеет толщину 100–150 мкм и содержит около 10 млн рецепторных клеток диаметром 5–10 мкм, расположенных между опорными клетками (рис. 4.11). На поверхности каждой обонятельной клетки имеется сферическое утолщение — **обонятельная булава**, из которой выступает 6–12 волосков длиной до 10 мкм. Обонятельные волоски погружены в жидкую среду, вырабатываемую **боуменовыми железами**. Наличие подобных волосков в десятки раз увеличивает площадь контакта рецептора с молекулами пахучих веществ. От нижней части рецепторной клетки отходит аксон. Аксоны всех рецепторов образуют **обонятельный нерв**, который проходит через основание черепа и вступает в **обонятельную луковицу**.

Молекулы пахучих веществ попадают в обонятельную слизь с током воздуха. Здесь они взаимодействуют с находящимся в волосках рецептора рецепторным белком. В результате этого взаимодействия в мембране рецептора открываются натриевые каналы и генерируется рецепторный потенциал. Это приводит к импульсному разряду в аксоне рецептора — волокне обонятельного нерва.

Каждая рецепторная клетка способна ответить возбуждением на характерный для нее, хотя и широкий, спектр пахучих веществ. Спектры чувствительности разных клеток сильно перекрываются. Вследствие этого более чем 50% пахучих веществ оказываются общими для любых двух обонятельных клеток.

Электроольфактограммой называют суммарный электрический потенциал, регистрируемый от поверхности обонятельного эпителия. Это монофазная негативная волна длительностью в несколько секунд, возникающая даже при кратковременном воздействии пахучего вещества.

Кодирование обонятельной информации. Одиночные рецепторы отвечают на запах увеличением частоты импульсации, которое зависит от качества и интен-

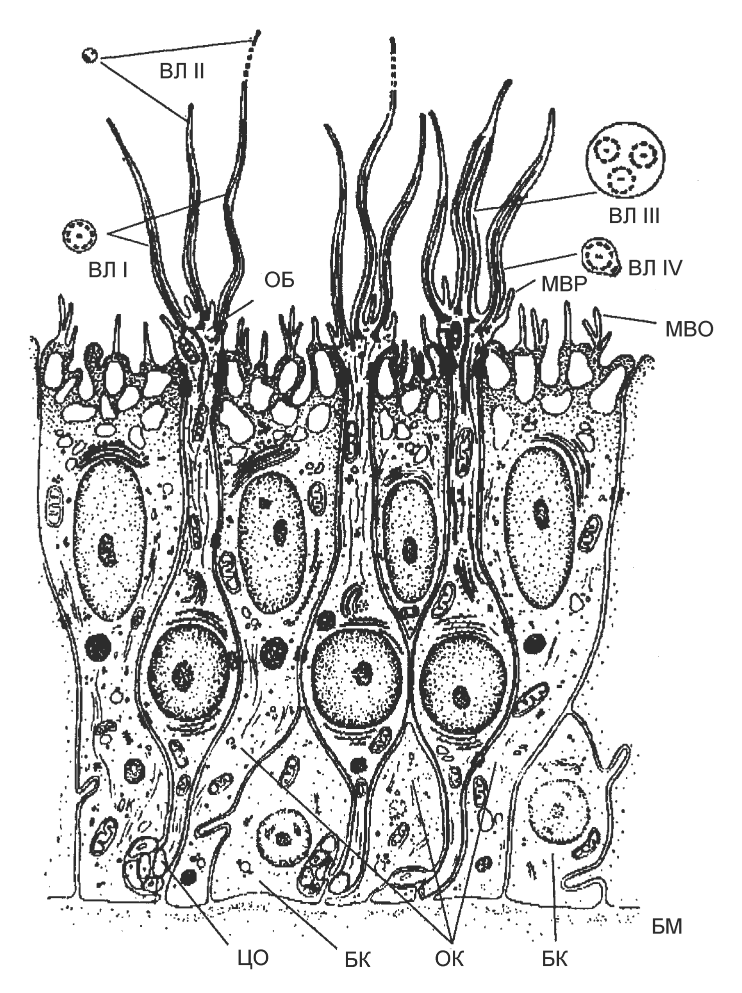


Рис. 4.11. Схема строения обонятельного эпителия по данным электронной микроскопии

ОБ — обонятельная булава; ОК — опорная клетка; ЦО — центральные отростки обонятельных клеток; БК — базальная клетка; БМ — базальная мембрана; ВЛ — обонятельные волоски; МВР — микроворсинки обонятельных и МВО — микроворсинки опорных клеток

сивности стимула. Каждый обонятельный рецептор отвечает на многие пахучие вещества, отдавая предпочтение некоторым из них. Считают, что на этих свойствах рецепторов может быть основано кодирование запахов и их опознание в центрах обонятельной системы. В обонятельной луковице регистрируется электрический ответ, который зависит от пахучего вещества: при разных запахах меняется пространственная мозаика возбужденных и заторможенных участков обонятельной луковицы.

Центральные проекции обонятельной системы. Выходящий из луковицы обонятельный тракт направляется в разные отделы мозга: переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, препириформную кору, периамигдалярную кору и часть ядер миндалевидного комплекса. Обонятельная луковица связана также с гиппокампом, пириформной корой и другими отделами «обонятельного мозга» через несколько переключений. Наличие многих центров «обонятельного мозга» обеспечивает связь обонятельной системы с другими сенсорными системами и организацию на этой основе пищевого, оборонительного и полового поведения.

Чувствительность обонятельной системы человека чрезвычайно велика: один обонятельный рецептор может быть возбужден одной молекулой пахучего вещества, а возбуждение небольшого количества рецепторов приводит к возникновению ощущения. В то же время изменение интенсивности запаха (дифференциальный порог) оценивается людьми довольно грубо: наименьшее воспринимаемое различие в силе запаха составляет 30–60% от его исходной концентрации. Адаптация в обонятельной системе происходит сравнительно медленно (десятки секунд или минуты) и зависит от скорости потока воздуха над обонятельным эпителием и от концентрации пахучего вещества.

Обонятельный рецептор может быть возбужден одной молекулой пахучего вещества.

4.7. Вкусовая система

В процессе эволюции вкус формировался как механизм выбора или отвержения пищи. Выбор предпочитаемой пищи отчасти основан на врожденных механизмах, но в значительной мере зависит от связей, выработанных в онтогенезе. Вкус, так же как и обоняние, основан на хеморецепции и дает информацию о характере и концентрации веществ, поступающих в рот. В результате запускаются реакции, изменяющие работу органов пищеварения или ведущие к удалению вредных веществ, попавших в рот.

4.7.1. Вкусовые рецепторы

Вкусовые рецепторы сконцентрированы во *вкусовых почках*, расположенных на языке, задней стенке глотки, мягком нёбе, миндалине и надгортаннике. Больше всего их на кончике языка. Каждая из примерно 10 000 вкусовых почек человека состоит из нескольких рецепторных и опорных клеток. Вкусовая почка соединена с полостью рта через *вкусовую пору*. Вкусовая *рецепторная клетка* имеет длину 10–20 мкм и ширину 3–4 мкм и снабжена на конце, обращенном в просвет поры, 30–40 тончайшими микроворсинками. Считают, что они играют важную роль в рецепции химических веществ, адсорбированных в канале почки. Многие этапы

преобразования химической энергии вкусовых веществ в энергию нервного возбуждения вкусовых рецепторов еще неизвестны.

Электрические потенциалы вкусовой системы. Суммарный потенциал рецепторных клеток возникает при раздражении языка сахаром, солью и кислотой. Он развивается медленно: максимум потенциала приходится на 10–15 с после воздействия, хотя электрическая активность в волокнах вкусового нерва начинается раньше.

Четыре основных вкусовых ощущения — горькое, сладкое, кислое и соленое — кодируются не импульсацией в одиночных волокнах, а распределением частоты разрядов в большой группе волокон.

Проводящие пути и центры вкуса. Проводниками для всех видов вкусовой чувствительности служат так называемая *барабанная струна* и *языкоглоточный нерв*, ядра которых расположены в продолговатом мозге. Многие из волокон специфичны, так как отвечают лишь на соль, кислоту, хинин или сахар. Наиболее убедительной считается гипотеза о том, что четыре основных вкусовых ощущения — *горькое*, *сладкое*, *кислое* и *соленое* — кодируются не импульсацией в одиночных волокнах, а распределением частоты разрядов в большой группе волокон, по-разному возбуждаемых вкусовым веществом.

Афферентные сигналы, вызванные вкусовой стимуляцией, поступают в ядро «одиночного пучка» ствола мозга. От этого ядра аксоны вторых нейронов восходят в составе медиальной петли до таламуса, где расположены третьи нейроны, аксоны которых направляются в корковый центр вкуса.

4.7.2. Вкусовые ощущения и восприятие

У разных людей **абсолютные пороги вкусовой чувствительности** существенно отличаются вплоть до «вкусовой слепоты» к отдельным веществам. Абсолютные пороги вкусовой чувствительности в значительной степени зависят от состояния организма, изменяясь, например, при голодании и беременности. Абсолютный порог вкусовой чувствительности оценивают по возникновению неопределенного вкусового ощущения, отличающегося от вкуса дистиллированной воды. **Дифференциальные пороги вкусового различения** минимальны при средних концентрациях веществ, но при переходе к большим концентрациям резко повышаются. Так, 20%-ный раствор сахара воспринимается как максимально сладкий, 10%-ный раствор хлорида натрия как максимально соленый, 0,2%-ный раствор соляной кислоты — как максимально кислый, а 0,1%-ный раствор сульфата хинина — как максимально горький. Пороговый контраст (dI/I) для разных веществ значительно колеблется.

Перекрестная адаптация заключается в изменении чувствительности к одному вкусовому веществу при действии другого.

Вкусовая адаптация. При длительном действии вкусового вещества развивается адаптация к нему, которая пропорциональна концентрации раствора. Адаптация к сладкому и соленому развивается быстрее, чем к горькому и кислому. Обнаружена и *перекрестная* адаптация, т. е. изменение чувствительности к одному веществу при действии другого. Последовательное применение нескольких вкусовых раздражителей дает эффекты вкусового контраста. Например, адаптация к горькому повышает чувствительность к кислому и соленому, а адаптация к сладкому обостряет восприятие всех других вкусовых ощущений. При смешении не-

скольких вкусовых веществ возникает новое вкусовое ощущение, отличающееся от вкуса составляющих смесь компонентов.

4.8. Висцеральная сенсорная система

Большая роль в жизнедеятельности человека принадлежит **висцеральной**, или **интерорецептивной**, сенсорной системе. Она воспринимает изменения внутренней среды организма и поставляет центральной и вегетативной нервной системе информацию, необходимую для рефлекторной регуляции работы всех внутренних органов.

4.8.1. Интерорецепторы

Механорецепторы реагируют на изменение давления в полых органах и сосудах, их растяжение и сжатие [Физиология сенсорных систем, 1975]. *Хеморецепторы* сообщают ЦНС об изменениях химизма органов и тканей. Их роль особенно велика в рефлекторном регулировании и поддержании постоянства внутренней среды организма (Черниговский, 1960).

Возбуждение хеморецепторов головного мозга может быть вызвано высвобождением из его элементов гистамина, индольных соединений, изменением содержания в желудочках мозга двуокиси углерода и другими факторами. Рецепторы каротидных клубочков реагируют на недостаток в крови кислорода, на снижение величины *pH* и повышение напряжения углекислоты. *Терморецепторы* внутренних органов участвуют в терморегуляции.

4.8.2. Проводящие пути и центры висцеральной сенсорной системы

Проводящие пути и центры висцеральной сенсорной системы представлены в основном *блуждающим*, *чревным* и *тазовым* нервами. Блуждающий нерв передает афферентные сигналы в ЦНС по тонким волокнам с малой скоростью практически от всех органов грудной и брюшной полости, чревный нерв — от желудка, брыжейки и тонкого кишечника, а тазовый — от органов малого таза. В составе этих нервов имеются как быстро, так и медленно проводящие волокна. Импульсы от многих интероцепторов проходят по задним и вентролатеральным столбам спинного мозга.

Интероцептивная информация поступает в ряд структур ствола мозга и подкорковые образования. Следует отметить, что важную роль играет гипоталамус, где имеются проекции чревного и блуждающего нервов. Высшим отделом висцеральной сенсорной системы является кора больших полушарий.

4.8.3. Висцеральные ощущения и восприятие

Возбуждение некоторых интероцепторов приводит к возникновению четких локализованных ощущений, т. е. к восприятию (например, при растяжении стенок мочевого пузыря или прямой кишки). В то же время возбуждение интероцепторов сердца и сосудов, печени, почек, селезенки, матки и ряда других органов не вызывает ясных осознаваемых ощущений. Возникающие в этих случаях сигналы

Изменение состояния внутренних органов, регистрируемое висцеральной системой (даже если оно не осознается человеком), оказывает значительное влияние на его настроение, самочувствие и поведение.

часто имеют подпороговый характер. И. М. Сеченов указывал на «темный, смутный» характер этих ощущений.

Изменение состояния внутренних органов, регистрируемое висцеральной системой (даже если оно не осознается человеком), оказывает значительное влияние на его настроение, самочувствие и поведение. Это связано с тем, что интероцептивные сигналы приходят в кору мозга, изменяя активность многих ее отделов. Особенно важна роль интероцептивных условных рефлексов в формировании сложнейших цепных реакций, лежащих в основе пищевого и полового поведения.

В заключение приведем основные количественные характеристики сенсорных систем человека.

Основные количественные характеристики сенсорных систем человека

- Ближняя точка ясного видения: 10 см
- Диаметр желтого пятна сетчатки: около 0,5 мм (1,5–2 угловых градуса)
- Сила аккомодации: около 10 диоптрий (*D*)
- Диапазон изменения диаметра зрачка при изменении освещенности: 1,8–7,5 мм
- Время «инерции зрения»: 0,03–0,1 с
- Дифференциальный порог световой чувствительности: 1–1,5%
- Диапазон длин волн видимого света: 400–700 нм
- Нормальная острота центрального зрения: 1 угловая минута
- Поле зрения для бесцветных предметов: 150 угловых градусов по горизонтали и 130 угловых градусов по вертикали
- Частота слышимых звуковых колебаний: 16–20 000 Гц (10–11 октав)
- Максимальный уровень громкости: 130–140 дБ над порогом слышимости
- Дифференциальный порог по частоте: до 1–2 Гц
- Дифференциальный порог по громкости: до 0,59 дБ
- Дифференциальный порог по направлению на источник звука: до 1 углового градуса
- Пороговое ускорение прямолинейного движения: 2 см/с^2
- Порог различения наклона головы вбок: 1 угловой градус
- Пороговое давление на кожу: от 50 мг до 10 г
- Пространственное различение на кожной поверхности: от 0,5 до 60 мм
- Дифференциальная чувствительность терморецепторов кожи: до 0,2°С
- Порог различения силы запаха: 30–60% от исходной концентрации

Дополнительная литература

Глезер В. Д. Зрение и мышление. Л.: Наука, 1985.

Руководство по физиологии. Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972.

Физиология зрения. М.: Наука, 1992.

Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. М.: Мир, 1990.

Глава 5
УПРАВЛЕНИЕ ДВИЖЕНИЯМИ

Движения (включая речь и письмо) — главное средство взаимодействия организма человека с окружением. В этом взаимодействии рефлекторные ответы, побуждаемые стимулами внешней среды, составляют лишь часть двигательной активности; другая ее часть — это активность, инициируемая «изнутри». Мозг не просто отвечает на стимулы, поступающие извне, он находится в постоянном диалоге со средой, причем инициатива в нем принадлежит именно мозгу. Вопрос о том, как организован диалог между центральной нервной системой и внешним миром, занимал и продолжает занимать представителей разных наук. Можно с уверенностью сказать, что этот вопрос является одним из главных и для психологии.

5.1. Общие сведения о нервно-мышечной системе

Понять принципы работы системы управления невозможно, не зная особенностей строения объекта управления. Применительно к движениям животных и человека объектом управления является опорно-двигательный аппарат. Своеобразие скелетно-мышечной системы заключается в том, что она состоит из большого количества звеньев, подвижно соединенных в суставах, которые допускают поворот одного звена относительно другого. Суставы позволяют звеньям поворачиваться относительно одной, двух или трех осей, т. е. обладают одной, двумя или тремя **степенями свободы**. Общее число степеней свободы скелета человека превышает 200.

> Мозг не просто отвечает на стимулы, поступающие извне, он находится в постоянном диалоге со средой.

> Мотонейрон и группа иннервируемых им мышечных волокон образуют **двигательную единицу**.

Скелетные мышцы представляют собой очень своеобразные двигатели, которые преобразуют химическую энергию непосредственно в механическую работу и теплоту. В связи с особенностями молекулярных механизмов сокращения, которые сейчас довольно хорошо известны, развитие силы автоматически сопровождается изменениями упругости и вязкости мышечного волокна. Кроме того, напряжение мышечного волокна зависит от его длины (угла в суставе) и от скорости его удлинения или укорочения. Как же нервная система управляет мышцей? **Мотонейрон** (один двигательный нейрон) иннервирует не всю мышцу, а лишь небольшую часть составляющих ее волокон. Эти волокна не обязательно соседствуют друг с другом, они рассредоточены по мышце, и между ними, как правило, расположены волокна, управляемые другими мотонейронами.

Мотонейрон и группа иннервируемых им мышечных волокон образуют **двигательную единицу (ДЕ)**.

В ДЕ может входить от 10–15 (в наружных глазных мышцах, управляющих направлением взора) до многих сотен мышечных волокон в крупных мышцах конечностей. Мелкие мышцы кисти могут насчитывать всего 30–40 ДЕ, а в двуглавой мышце плеча — более 700 ДЕ. Силу мышцы можно увеличивать двумя способами:

- повышением частоты нервных импульсов, поступающих к каждой из ДЕ;
- вовлечением новых двигательных единиц (**рекрутированием**).

Двигательные единицы одной мышцы неодинаковы. В зависимости от скорости сокращения и устойчивости к утомлению различают *медленные* (*S*) и *быстрые* (*F*) двигательные единицы, которые, в свою очередь, подразделяются на *устойчивые к утомлению* (*FR*) и *быстро утомляемые* (*FF*). Порядок рекрутирования ДЕ в обычных условиях определяется размерами их мотонейронов. Первыми вовлекаются мотонейроны меньших размеров, т. е. активируются медленные ДЕ, развивающие небольшую силу. При увеличении уровня возбуждения рекрутируются быстрые ДЕ, развивающие большую силу. Все это дает возможность очень точной дозировки двигательного ответа, но одновременно усложняет управление.

5.2. Проприоцепция

Для успешного выполнения движений необходимо, чтобы управляющие этими движениями центры в любой момент времени располагали информацией о положении звеньев тела в пространстве и о том, как протекает движение. В то же время сами движения являются мощным средством получения сведений об окружающем мире. Некоторые виды сенсорной информации, например осязательная (гаптическое чувство) и зрительная, вообще могут быть получены только посредством определенных движений (соответственно кисти и пальцев или глаз). Таким образом, связь между сенсорикой и моторикой очень тесна. По образному выражению Н. А. Бернштейна, «в организме все моторы осенсорены, а сенсоры омоторены».

> «В организме все моторы осенсорены, а сенсоры омоторены».
> *Н. Бернштейн*

Особое значение для управления движениями имеют сигналы двух типов мышечных рецепторов — **мышечных веретен** и **сухожильных органов Гольджи**. В каждой мышце человека можно встретить группы более тонких и коротких, чем остальные, мышечных волокон, заключенных в образованную соединительной тканью капсулу длиной в несколько миллиметров и толщиной в несколько десятков микрон. Из-за своей формы эти образования получили название «мышечные веретена», а заключенные в капсулу мышечные волокна называются *интрафузальными* (внутриверетенными).

Мышечные веретена — это сложные образования, имеющие как афферентную, так и эфферентную иннервацию. Толстое афферентное волокно группы I*a*, проникая внутрь капсулы веретена, ветвится, и его окончания обвивают в виде спиралей центральную часть интрафузальных волокон. Эти окончания называют *первичными*. Многие веретена иннервируются также одним или несколькими более тонкими волокнами группы II, окончания которых располагаются к периферии от первичных окончаний и называются *вторичными* окончаниями.

Оба типа окончаний чувствительны к механическим деформациям и активируются при растяжении мышцы. При этом частота импульсов, поступающих в мозг от первичных окончаний, зависит от амплитуды и скорости растяжения, а вторичные окончания чувствительны лишь к величине растяжения. Чувствительность афферентов I*a* и II может регулироваться путем изменения жесткости интрафузальных мышечных волокон. Такие изменения происходят под влиянием тонких (группа γ) эфферентных двигательных волокон, идущих к веретену и являющихся аксонами гамма-мотонейронов. Различают два вида гамма-волокон, которые могут изменять чувствительность афферентов к величине растяжения и к скорости независимо (соответственно гамма-статические и гамма-динамические волокна).

Нервные волокна делятся на группы, отличающиеся по толщине и скорости проведения нервного импульса.

В отличие от веретен, расположенных параллельно мышечным волокнам, сухожильные органы Гольджи располагаются последовательно в месте перехода мышечных волокон в сухожилие. Эти рецепторы являются специализированными окончаниями толстых афферентных волокон первой группы (I*b*), и частота их разрядов пропорциональна развиваемой мышцей силе.

В суставных капсулах, внутрисуставных и внесуставных связках имеются механорецепторы типа Руффини, активирующиеся при движениях в суставе, главным образом вблизи его крайних положений. В мышце также очень много свободных нервных окончаний. Все перечисленные ранее типы рецепторов обеспечивают так называемую *проприоцептивную чувствительность*, снабжая ЦНС информацией о состоянии опорно-двигательного аппарата. Информацию о состоянии собственного тела могут давать также и другие виды рецепторов, формально не относящихся к проприоцептивным (рецепторы глубокой чувствительности, кожные рецепторы в области суставов и т. д.).

5.3. Центральные аппараты управления движениями

У животных спинной мозг может осуществлять довольно обширный класс функций, вплоть до спинального шагания (Ч. Шеррингтон), однако у человека на спинальном уровне протекают лишь простейшие координации (реципрокное торможение мышц-антагонистов, сгибательный рефлекс и др.). Нервные механизмы ствола мозга существенно обогащают двигательный репертуар, обеспечивая правильную установку тела в пространстве за счет шейных и лабиринтных рефлексов и нормального распределения мышечного тонуса. Важная роль в координации движений принадлежит мозжечку. Такие качества движения, как плавность, точность и необходимая сила, реализуются с участием мозжечка путем регуляции временных, скоростных и пространственных характеристик движения.

В управлении движениями участвуют практически все отделы ЦНС — от спинного мозга до коры больших полушарий.

Животные с удаленными полушариями, но с сохраненным стволом мозга по координации движений почти неотличимы от интактных. Полушария мозга (кора и базальные ганглии) обеспечивают наиболее тон-

кие координации движений — двигательные реакции, приобретенные в ходе индивидуальной жизни. Осуществление этих реакций базируется на рефлекторном аппарате мозгового ствола и спинного мозга, функционирование которого многократно обогащается деятельностью высших отделов ЦНС.

По мере филогенетического развития степень и форма участия разных отделов мозга в управлении двигательными функциями существенно менялись. У человека двигательные функции достигли наивысшей сложности в связи с переходом к прямостоянию и прямохождению (что осложнило задачу поддержания равновесия), специализацией передних конечностей для совершения трудовых и других особо тонких движений, использованием двигательного аппарата для коммуникации (речь, письмо). В управление движениями человека включены высшие формы деятельности мозга, связанные с сознанием, что дало основание называть соответствующие движения *произвольными*.

Результаты исследований разных классов движений позволили Н. А. Бернштейну сформулировать общие представления о многоуровневой иерархической системе координации движений. В соответствии с ними *система управления движениями* состоит из следующих уровней: *A* — уровень палеокинетических регуляций, он же рубро-спинальный уровень центральной нервной системы; *B* — уровень синергий, он же таламо-паллидарный уровень; *C* — уровень пространственного поля, он же пирамидно-стриарный уровень; *D* — уровень действий (предметных действий, смысловых цепей и т. п.), он же теменно-премоторный уровень. Остановимся кратко на характеристике первых трех уровней.

Уровень A. Это довольно древний уровень, который управляет, главным образом, мускулатурой туловища и шеи. Управляемые им движения — плавные, выносливые, как бы смесь равновесия и движения. Уровень *A* обеспечивает тонус всей мускулатуры. Он может довольно тонко управлять возбудимостью спинальных структур, обеспечивая, в частности, реципрокную иннервацию мышц-антагонистов. Действия этого уровня полностью непроизвольны.

> Устойчивые сочетания одновременных движений в нескольких суставах, направленных на достижение единой цели, получили название **синергии**.

Уровень B. Уровень синергий и штампов, или таламо-паллидарный уровень.

Движения этого уровня отличаются обширностью вовлекаемых в синергию мышц и характеризуются наклонностью к стереотипам, периодичности. Ведущая афферентация — *проприоцепторика* скоростей и положений, к которой присоединяется комплекс *экстероцепторики* — дифференцированная чувствительность прикосновения, укола, трения (болевая и температурная, с присущими этим рецепциям точными «местными знаками»). В обобщенном виде это афферентация собственного тела.

Уровень C. Уровень пространственного поля, пирамидно-стриарный. Ведущая афферентация этого уровня — синтетическое пространственное поле. **Пространственное поле** — это *восприятие* и *владение* внешним окружающим пространством. Это поле обширно, простирается вокруг нас на большие расстояния. Оно *однородно* (*гомогенно*) и, что очень существенно, — *несмещаемо*. Наряду с этими свойствами Н. А. Бернштейн подчеркивал такие важнейшие свойства пространственного поля, как его *метричность* и *геометричность*, проявляющиеся в соблюдении геометрической формы и геометрического подобия. Пространство уровня *C*

заполнено *объектами* (с их формой, размерами и массой) и *силами*, исходящими от этих объектов и действующими между ними.

Важнейшим качеством многоуровневой системы управления движениями является не столько соподчинение иерархически устроенных уровней, сколько сложное разделение труда. Такое разделение обусловлено, с одной стороны, анатомическим строением этой системы, состоящей из эволюционно различных структур мозга, которые до определенной степени сохранили специфику своего функционирования, а с другой — необычайно сложным устройством исполнительного аппарата, его огромной размерностью. Еще одна особенность функционирования этой системы состоит в разделении упомянутых уровней на ведущий и фоновые (в зависимости от текущей двигательной задачи и условий ее реализации).

5.4. Двигательные программы

Управление движениями немыслимо без согласования активности большого количества мышц. Характер этого согласования зависит от двигательной задачи. Так, если нужно взять стакан воды, то ЦНС должна располагать информацией о положении стакана относительно тела и об исходном положении руки. Однако чтобы движение было успешным, необходимо, чтобы кисть заранее раскрылась на величину, соответствующую размеру стакана, чтобы сгибатели пальцев сжимали стакан с силой, достаточной для предотвращения проскальзывания, чтобы приложенная сила была достаточной для плавного подъема, но не вызывала резкого отрыва, чтобы ориентация стакана в кисти после захвата все время была вертикальной. Таким образом, чтобы реализация движения соответствовала двигательной задаче, необходимы не только данные о пространственных соотношениях, но и сведения о свойствах объекта манипулирования. Многие из этих сведений не могут быть получены в ходе самого движения посредством обратных связей, а должны быть предусмотрены на этапе планирования. Следовательно, для осуществления движения должна быть сформирована **двигательная программа**. Двигательную, или центральную, программу рассматривают как заготовленный набор базовых двигательных команд, а также набор готовых корректирующих подпрограмм, обеспечивающих реализацию движения с учетом текущих афферентных сигналов и информации, поступающей от других частей ЦНС.

Для осуществления движения должна быть сформирована двигательная **программа**.

Зарождение **побуждения к движению** связано с активностью подкорковых и корковых мотивационных зон. **Замысел движения** формируется в ассоциативных зонах коры. Далее происходит формирование программы движения с участием базальных ганглиев и мозжечка, действующих на двигательную кору через ядра таламуса. За реализацию программы отвечает двигательная кора и нижележащие стволовые и спинальные двигательные центры.

Предполагается, что **двигательная память** содержит обобщенные классы двигательных программ, из числа которых в соответствии с двигательной задачей выбирается нужная. Программа модифицируется применительно к ситуации: однотипные движения могут выполняться быстрее или медленнее, с большей или меньшей амплитудой. Интересно, что одна и та же программа может быть реализована разными наборами мышц. Так, почерк человека сохраняет характерные

черты при письме правой и левой рукой и даже карандашом, зажатым в зубах или прикрепленным к носку ботинка. Такой перенос навыка возможен потому, что система управления движениями является многоуровневой (уровень планирования движения и уровень его исполнения в ней не совпадают). Действительно, произвольное движение планируется в терминах трехмерного евклидового пространства. Для исполнения этого плана необходимо перевести линейные перемещения в соответствующие угловые переменные (изменения суставных углов), определить, какие мышечные моменты необходимы для этих угловых перемещений, и, наконец, сформировать двигательные команды, которые вызовут активацию мышц, дающую необходимые значения моментов.

Двигательная программа может быть реализована различными способами. В простейшем случае ЦНС посылает к мышцам заранее сформированную последовательность команд, не подвергающуюся во время реализации никакой коррекции. В этом случае говорят о **разомкнутой системе управления**. Подобное управление используется при осуществлении быстрых, так называемых «баллистических» движений. Чаще всего ход осуществления движения сравнивается с его планом на основе сигналов от многочисленных рецепторов, и в реализуемую программу вносятся нужные коррекции. Это замкнутая **система управления с обратными связями**. Однако и такое управление имеет недостатки. В связи с относительно малыми скоростями проведения сигналов, не превышающими 100–120 м/с, задержками в центральном звене обратной связи, составляющими порядка 1 мс на каждое синаптическое переключение, и временем порядка 50–80 мс, необходимым для развития усилия мышцей, коррекция движения по сигналу обратной связи может запаздывать. Поэтому во многих случаях целесообразно реагировать не на отклонение от плана движения, а на само внешнее возмущение еще до того, как оно успело вызвать отклонение. Такое управление называют **управлением по возмущению**.

Другим способом уменьшения влияния задержек является **антиципация**, т. е. упреждение, или предвосхищение. Во многих случаях ЦНС способна предусмотреть в двигательной программе появление возмущений еще до их возникновения, особенно если эти возмущения связаны с собственными действиями человека. Примечательно, что эта упреждающая «позная» активность (антиципация) осуществляется автоматически с очень короткими центральными задержками. Роль упреждающей активности в стабилизации положения звеньев тела иллюстрирует простой пример. Если официант удерживает на ладони вытянутой руки поднос с бутылкой шампанского и рюмками, а другой человек внезапно снимет бутылку с подноса, то рука резко подпрыгнет вверх с соответствующими последствиями. Если же он сам снимет бутылку свободной рукой, то рука с подносом останется на прежнем уровне.

5.5. Координация движений

Представление о координации движений возникло на основе наблюдений больных, которые в силу разных причин не в состоянии плавно и точно осуществлять движения, легко доступные здоровым людям. Координацию можно определить как способность реализовать движение в соответствии с его замыслом. Даже для простейшего движения — движения в суставе с одной степенью свободы — необходима согласованная работа как минимум двух мышц агониста и антагониста. В дейст-

вительности на каждую степень свободы, как правило, приходится больше одной пары мышц. При этом многие мышцы являются двухсуставными, т. е. действуют не на один, а на два сустава. Именно поэтому, например, изолированное сгибание пальцев руки невозможно без одновременной активации разгибателей кисти, препятствующих действию сгибателей пальцев в лучезапястном сочленении.

Формы участия мышц в осуществлении двигательных актов весьма многообразны. Анатомическая классификация мышц (например, сгибатели и разгибатели, синергисты и антагонисты) не всегда соответствует их функциональной роли в движениях. Так, некоторые двухсуставные мышцы в одном суставе осуществляют сгибание, а в другом — разгибание. Антагонист может возбуждаться одновременно с агонистом для обеспечения точности движения, и его участие помогает выполнить двигательную задачу. В связи с этим в каждом конкретном двигательном акте можно выделить *основную мышцу* (основной двигатель), *вспомогательные мышцы* (синергисты), *антагонисты* и *стабилизаторы* (мышцы, которые фиксируют не участвующие в движении суставы). Мышцы не только сокращаются, приводя в движение соответствующие звенья: антагонисты и стабилизаторы часто функционируют в режиме растяжения под нагрузкой, при этом поглощая и рассеивая энергию. Этот режим используется для плавного торможения движений и амортизации толчков. При поддержании позы многие мышцы работают в режиме, при котором их длина практически не изменяется.

На конечный результат движения влияют не только силы, развиваемые мышцами, но и силы немышечного происхождения. К ним относятся *силы инерции*, создаваемые массами звеньев тела, которые вовлекаются в движение, а также *силы реакции*, возникающие в кинематических цепях при смещении любого из звеньев. Движение смещает различные звенья тела друг относительно друга и меняет конфигурацию тела, а следовательно, по ходу движения изменяются моменты упомянутых сил. Вследствие изменения суставных углов меняются и моменты мышечных сил. На ход движения влияет и гравитация: моменты сил веса тоже изменяются в процессе движения из-за изменения ориентации звеньев относительно вектора силы тяжести. В практической деятельности человек вступает во взаимодействие с предметами внешнего мира, различными инструментами, перемещаемыми грузами и т. д.; в процессе этого взаимодействия ему приходится преодолевать силы тяжести, упругости, трения, вязкости и инерции. Силы немышечного происхождения вмешиваются в процесс движения и делают необходимым непрерывное согласование с ними деятельности мышечного аппарата. Кроме того, необходимо нейтрализовывать действие непредвиденных помех, которые могут возникать во внешней среде, и оперативно исправлять допущенные в ходе реализации движения ошибки.

Кроме этих помех, возникающих при осуществлении движения, есть еще одна принципиальная сложность, появляющаяся уже на этапе планирования движения. Речь идет о так называемой *проблеме избыточности* степеней свободы двигательного аппарата. Для того чтобы в трехмерном пространстве достичь любой заданной точки (в пределах длины конечности), достаточно иметь двухзвенную конечность с двумя степенями свободы в проксимальном суставе («плече») и одной степенью свободы в дистальном («локтевом»). На самом деле конечности имеют большее количество звеньев и число степеней свободы. Именно поэтому, если бы мы захотели решить геометрическую задачу о том, как должны изме-

няться углы в суставах для того, чтобы рабочая точка конечности переместилась из одного заданного положения в пространстве в другое, то оказалось бы, что эта задача имеет бесконечное множество решений.

Для того чтобы найти однозначное решение задачи управления для кинематической цепи, необходимо исключить избыточные для данного движения степени свободы. Этого можно достичь двумя способами: а) зафиксировать избыточные степени свободы путем одновременной активации антагонистических групп мышц (коактивация) и б) связать движения в разных суставах определенными соотношениями, уменьшив за счет этого количество независимых переменных, с которыми должна иметь дело ЦНС. Такие устойчивые сочетания одновременных движений в нескольких суставах, направленные на достижение единой цели, получили название **синергии**. Синергии чаще всего используются в относительно стереотипных, часто используемых движениях, таких, как локомоция, некоторые трудовые движения и др. Вместе с тем двигательные синергии не являются синонимами двигательных стереотипов — для них характерна определенная степень адаптивности.

5.6. Типы движений

Движения человека очень разнообразны, однако все это разнообразие можно свести к небольшому количеству основных типов активности, к которым относятся: обеспечение позы и равновесия, локомоция и произвольные движения.

Поддержание позы у человека обеспечивается теми же фазическими мышцами, что и движения, а специализированные тонические мышцы, имеющиеся у беспозвоночных и низших позвоночных, отсутствуют. Своеобразие поддержания позы заключается в том, что при «позной» деятельности мышц сила их сокращения обычно невелика, режим близок к изометрическому, а длительность сокращения значительна. В «позный», или постуральный, режим работы мышц вовлекаются преимущественно низкопороговые, медленные и устойчивые к утомлению двигательные единицы.

Одна из основных задач «позной» активности — удержание нужного положения звеньев тела в поле силы тяжести.

Одна из основных задач «позной» активности — удержание нужного положения звеньев тела в поле силы тяжести (удержание головы от свисания, голеностопных суставов от тыльного сгибания при стоянии и др.). «Позная» активность может быть направлена и на фиксацию суставов, не принимающих участия в осуществляемом движении. В трудовой деятельности удержание позы бывает связано с преодолением внешних сил.

Типичный пример позы — стояние человека. Сохранение равновесия при стоянии возможно в том случае, если проекция центра тяжести тела находится в пределах опорного контура. При стоянии вертикаль, опущенная из общего центра тяжести тела, проходит несколько впереди оси голеностопных и коленных суставов и несколько позади оси тазобедренных суставов. Обеспечение устойчивости достигается активной работой многих мышц туловища и ног, причем развиваемая этими мышцами сила невелика. Максимальное напряжение при стоянии развивают мышцы голеностопного сустава, а минимальное — мышцы коленного и тазобедренного суставов. У большинства мышц активность поддерживается на более

или менее постоянном уровне. Другие мышцы активируются периодически. Последнее связано с небольшими колебаниями центра тяжести тела как в сагиттальной, так и во фронтальной плоскости, постоянно происходящими при стоянии. Мышцы голени противодействуют отклонениям тела, возвращая его в вертикальное положение. Таким образом, поддержание позы — это активный процесс, осуществляющийся, как и движение, с участием обратных связей от рецепторов. В поддержании вертикальной позы участвуют зрение и вестибулярный аппарат. Важную роль играет и проприорецепция. Поддержание равновесия при стоянии — только частный случай «позной» активности. Кроме того, механизмы поддержания равновесия используются также при локомоции и повседневной двигательной деятельности. Например, быстрое движение руки может вызвать нарушение равновесия. Обычно этого не происходит, потому что произвольному движению предшествуют такие изменения в системе регуляции позы, которые заранее изменяют распределение «позной» активности мышц и тем самым обеспечивают нейтрализацию последствий движения. Это так называемые *«позные» компоненты произвольного движения*.

К понятию позы примыкает понятие **мышечного тонуса**. Термин «тонус» многозначен, в применении к скелетным мышцам им обозначают комплекс явлений. В покое мышечные волокна обладают тургором, определяющим их сопротивление давлению и растяжению. Это составляет тот компонент тонуса, который не связан со специфической нервной активацией мышцы, обусловливающей ее сокращение. Однако в естественных условиях большинство мышц обычно в некоторой степени активируются нервной системой, в частности, для поддержания позы («позный» тонус). Другой важный компонент тонуса — рефлекторный, определяющийся рефлексом на растяжение. У человека он выявляется по сопротивлению растяжению мышцы при пассивном повороте звена конечности в суставе.

Локомоция — активное перемещение в пространстве на расстояния, значительно превышающие характерные размеры тела.

Наиболее распространенной формой локомоции человека (**локомоция** — активное перемещение в пространстве на расстояния, значительно превышающие характерные размеры тела) является ходьба. Она относится к циклическим двигательным актам, при которых последовательные фазы движения периодически повторяются.

Для удобства изучения и описания цикл ходьбы подразделяют на фазы: для каждой ноги выделяют фазу опоры, в течение которой нога контактирует с опорой, и фазу переноса, когда нога находится в воздухе. Фазы опоры двух ног частично перекрываются по времени, образуя двухопорный период. В двухопорный период происходит перенос нагрузки с находящейся на опоре ноги, которая находится позади, на поставленную на опору переднюю ногу. Центр массы тела человека при ходьбе совершает сложные пространственные движения. Амплитуда этих движений составляет около 5 см в направлении вверх-вниз и 2–4 см в боковом направлении. Давление на опору во время ходьбы непостоянно. Оно превышает вес тела во время наступания и отталкивания от опоры и меньше веса тела в середине одноопорного периода. Сопоставление изменений межзвенных углов в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах с распределением по времени активности мышц приводит к выводу, что движение ноги в фазу переноса в значительной степени осуществляется за счет сил инерции (подобно двухзвенному маятнику).

Повторяемость параметров движений в последовательных циклах при ходьбе не абсолютная: они обладают некоторой вариативностью. Наименьшая вариативность у кинематической картины ходьбы, наибольшая — в работе мышц, проявляющаяся в изменениях электромиограмм от цикла к циклу. Это отражает корригирующую деятельность ЦНС, которая в каждом шаге вносит в стандартную иннервационную структуру ходьбы поправки, необходимые для обеспечения относительного постоянства ее кинематики.

Бег отличается от ходьбы тем, что нога, которая находится позади, отталкивается от опоры раньше, чем другая нога опускается на нее. В результате в беге имеется безопорный период — период полета. В беге, благодаря большим скоростям перемещения, более значительную роль играют баллистические компоненты движения — перемещение звеньев ноги по инерции.

Произвольными движениями в широком смысле слова могут быть названы самые разные движения, совершаемые как в процессе труда, так и в повседневной жизни. У человека основным рабочим органом является рука, причем для выполнения двигательной задачи определяющим обычно является положение кисти, которая должна в определенный момент оказаться в определенном месте пространства. Благодаря большому числу степеней свободы верхней конечности кисть может попасть в нужную точку по разным траекториям и при различных соотношениях углов в плечевом, локтевом и лучезапястном суставах. Это многообразие возможностей позволяет выполнять двигательную задачу, начиная движение из различных исходных поз, однако оно же ставит ЦНС перед задачей выбора одного варианта из многих.

В сложной картине работы мышц часто можно выделить устойчивые сочетания их активности, используемые в различных движениях. Это уже упоминавшиеся синергии, основанные на врожденных или выработанных в процессе опыта связях, которые, будучи устойчивыми компонентами движений, упрощают управление сложными двигательными актами и помогают преодолеть избыточность количества мышц и числа степеней свободы.

При совершении одного и того же, даже простого, движения организация мышечной деятельности в сильной степени зависит от вмешательства немышечных сил, в частности внешних по отношению к человеку. Так, при ударе молотком, когда к массе предплечья добавляется масса молотка и, следовательно, увеличивается роль инерции, разгибание предплечья совершается по типу баллистического движения. Аналогичное по кинематике движение при работе напильником, когда основной внешней силой является трение, совершается путем непрерывной активности мышцы на протяжении всего разгибания. Если первое из этих двух движений является в основном предпрограммированным, то во втором велика роль обратных связей.

5.7. Выработка двигательных навыков

Совершенствование двигательной функции в онтогенезе происходит как за счет продолжающегося в первые годы после рождения созревания врожденных механизмов, участвующих в координации движений, так и в результате научения, т. е. формирования новых связей, которые ложатся в основу программ тех или иных конкретных двигательных актов. Координация новых непривычных движений

имеет характерные черты, отличающие ее от координации тех же движений после обучения.

Ранее уже говорилось, что обилие степеней свободы в опорно-двигательном аппарате, влияние на результат движения сил тяжести и инерции осложняют выполнение любой двигательной задачи. На первых порах обучения ЦНС справляется с этими трудностями, нейтрализуя помехи с помощью дополнительных мышечных напряжений. Мышечный аппарат жестко фиксирует суставы, не участвующие в движении, и активно тормозит инерцию быстрых движений. Такой путь преодоления помех энергетически невыгоден и утомителен. Использование обратных связей еще несовершенно — коррекционные посылки, возникающие на их основе, несоразмерны и вызывают необходимость повторных дополнительных коррекций.

Мышцы-антагонисты даже тех суставов, в которых совершается движение, активируются одновременно: в циклических движениях мышцы почти не расслабляются. Кроме того, возбуждены также многие мышцы, не имеющие прямого отношения к данному двигательному акту. Движения, совершаемые в таких условиях, напряженны и неэстетичны (например, движения человека, впервые вышедшего на коньках на лед).

Как показал Н. А. Бернштейн, по мере обучения вырабатывается такая структура двигательного акта, при которой немышечные силы включаются в его динамику, становятся составной частью двигательной программы. Излишние мышечные напряжения при этом устраняются, движение становится более устойчивым к внешним возмущениям. На электромиограммах видна концентрация возбуждения мышц во времени и пространстве: периоды активности работающих мышц укорачиваются, а количество мышц, вовлеченных в работу, уменьшается. Это приводит к повышению экономичности мышечной деятельности, а движения становятся более плавными, точными и непринужденными.

Важную роль в обучении движениям играет рецепция, особенно проприоцепция. В процессе двигательного научения обратные связи используются не только для коррекции движения по его ходу, но и для коррекции программы следующего движения на основе ошибок предыдущего.

5.8. Схема тела и система внутреннего представления

В настоящее время большинство специалистов согласно, что взаимодействие организма с внешней средой устанавливается на основе моделей внешнего мира и собственного тела, выстроенных мозгом.

Необходимость внутренних моделей для управления движениями связана со спецификой сенсомоторной системы.

1. Большинство рецепторов расположено на подвижных звеньях тела — следовательно, они собирают информацию в собственных локальных системах координат. Для того чтобы воспользоваться этой информацией, ее нужно преобразовать в единую систему координат или, как минимум, обеспечить возможность двухсторонних переходов.
2. Для управления движениями мозгу необходимы величины, которые не содержатся непосредственно в первичных сигналах рецепторов. К подобным вели-

чинам относятся такие, как длина кинематических звеньев, положения центров масс отдельных частей тела и общего центра масс. Кроме того, в первичных сенсорных сигналах не содержатся самые общие сведения о кинематической структуре тела: количестве и последовательности звеньев, числе степеней свободы и объеме движений в суставах.

3. Ход выполнения движения оценивается путем сравнения реальной афферентации с ожидаемой (эфферентная копия). Для многозвенных кинематических цепей, оснащенных рецепторами разных модальностей, эфферентная копия оказывается достаточно сложной, и для ее построения также требуется внутренняя модель.

Вывод о наличии в ЦНС модели собственного тела был впервые сделан на основе клинических наблюдений **фантома ампутированных**, известного с глубокой древности. Человек, утративший конечность, в течение длительного времени субъективно продолжает ощущать ее присутствие. Речь идет не о редком феномене, проявляющемся в исключительных ситуациях: фантом после ампутации наблюдается более чем в 90% случаев. Описаны случаи фантома у детей и при врожденном отсутствии конечности. Это означает, что по меньшей мере некоторые элементы внутренней модели или, как ее называют, *схемы тела*, относятся к врожденным.

Взаимодействие организма с внешней средой строится на основе модели внешнего мира и модели собственного тела.

Характерные черты ампутационного фантома могут быть воспроизведены на здоровом человеке при выключенном зрении, в условиях блокады проведения импульсов, поступающих в мозг от кожных, суставных и мышечных рецепторов руки по чувствительным нервам. Блокировать чувствительность можно, вводя анестетик в плечевое сплетение или временно останавливая кровоток в руке (ишемическая деафферентация). Оказалось, что в этих условиях наблюдается своего рода «экспериментальный фантом», рассогласование реального и воспринимаемого положения конечности, достигающее порой значительных величин. Когда испытуемого просили совершить движение ишемизированной рукой, он планировал его, исходя из того, как в данный момент рука была представлена в системе внутреннего представления, а не из ее реального положения.

В условиях ишемической деафферентации, несмотря на отсутствие проприоцептивного притока, не возникает ощущения «исчезновения» руки либо ее дистальных звеньев. Это означает, что в ЦНС имеется своего рода список звеньев тела, составляющие которого обладают консерватизмом и устойчивостью к разного рода изменениям периферии. Сохранение кинестатических ощущений можно объяснить тем, что осознание положения кинематических звеньев происходит не на основе «сырой» афферентации, а на базе сложной информационной структуры — *схемы конечности*, ее внутренней модели. При изменении или резком снижении афферентации нарушается «привязка» этой модели к физическому пространству, может наблюдаться и дрейф отдельных ее параметров, но сама модель сохраняется и служит базой для восприятия конечности и планирования ее движений.

Другим источником представлений о схеме тела стали клинические наблюдения, показывающие, что некоторые формы церебральной патологии, особенно поражения правой теменной доли, приводят к возникновению стойких искаженных представлений о собственном теле и окружающем пространстве. Среди этих нару-

шений встречаются одностороннее игнорирование одной конечности или половины тела на пораженной стороне (контралатеральной по отношению к пораженному полушарию); аллостезия — ошибочная локализация стимулов, приложенных к больной стороне, как приложенных к здоровой стороне, отрицание дефекта, иллюзорные движения пораженных конечностей, отрицание принадлежности больному пораженных конечностей; ослабление осознания частей тела (асхематия и гемидеперсонализация); фантомные дополнительные конечности.

Разнообразие клинических проявлений, обусловленных нарушениями схемы тела, указывает на сложность выполняемых ею функций. Кроме того, видно, что все многообразие нарушений распадается на три группы: а) нарушение представлений о принадлежности частей тела; б) нарушение правильных представлений о форме, размерах и положении частей тела и в) иллюзорные движения.

С точки зрения схемы тела представляют интерес и исследования так называемых *измененных состояний сознания*, возникающих у здоровых людей под действием галлюциногенов, гипноза, сенсорной депривации, во сне и т. д. Из всего многообразия феноменов измененного состояния сознания выделяют группу этиологически независимых, т. е. не зависящих от природы агента, вызвавшего такое состояние. Треть из этих феноменов имеет непосредственное отношение к схеме тела и моторике. Люди, испытавшие измененные состояния сознания, часто сообщают что-либо из далее перечисленного: граница между телом и окружением была размытой; опора представлялась качающейся; конечности казались больше, чем обычно; окружающие предметы были больше, чем обычно; тело исчезало; тело представлялось плавающим; окружение казалось нереальным; «я» и окружение представлялись единым целым; терялась возможность управлять движениями своего тела; части тела больше им не принадлежали. Из этого перечня видно, что и здесь можно выделить нарушения, связанные с восприятием целостности тела и его границ, размеров отдельных звеньев и нарушениями двигательных возможностей организма. В сравнении с клиническими проявлениями, характерными для органических поражений мозга, здесь можно выделить еще одну сторону, связанную с нарушениями взаимоотношений между телом и внешним пространством: плавание, качающаяся опора и др. (т. е. с трудностями в формировании системы отсчета).

Но, возможно, не стоит слишком сильно расширять перечень функций, выполняемых схемой тела, а отнести к ним только описание таких стабильных характеристик тела, как разделение на туловище и соединенные с ним голову и конечности, последовательность и длины звеньев конечностей, число степеней свободы и объемы движений в суставах, расположение мышц и основных рецептивных полей. Без этого описания невозможны ни анализ поступающих от многочисленных рецепторов сигналов о теле (соместезия), ни реализация моторных программ. Задачу описания текущего положения тела и его конфигурации в рамках соответствующей системы отсчета целесообразно отнести к функциям системы внутреннего представления собственного тела. Такое разделение — это не просто вопрос терминологии, в его пользу говорит тесная связь между представлением собственного тела и окружающего (экстраперсонального) пространства, включая как общие закономерности формирования представления о теле и ближнем пространстве, так и во многом общий анатомический субстрат. Последнее подтверждается тем, что при поражениях определенных структур ЦНС нарушения восприятия пространства и собственного тела сопутствуют друг другу.

Подавляющая часть наших движений пространственно ориентирована, т. е. направлена на достижение определенной точки в пространстве. Пространственно ориентированной является и поза (относительно опоры, гравитационной вертикали и структуры зрительного окружения). Именно поэтому управление позой и движениями требует **системы отсчета**, в которой представлено как тело, так и окружающее пространство. Из физики известно, что всякое движение относительно, поэтому говорить о движении имеет смысл только в том случае, если указано, в какой системе отсчета это движение происходит. В последнее время изучением системы внутреннего представления и системами отсчета начали заниматься и нейрофизиологи. В результате появилось много экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что система внутреннего представления пространства реально существует и доступна изучению. Например, установлено, что можно мысленно манипулировать трехмерными объектами так же, как и их реальными физическими прототипами. Система внутреннего представления работает не просто с двухмерной проекцией предмета, аналогичной изображению на сетчатке, а с его трехмерной моделью. Это следует из опытов, в которых человеку предъявляли на экране два идентичных или зеркальных предмета в разной ориентации. Для того чтобы установить, одинаковы ли показанные предметы, мозг конструировал необходимый мысленный путь для преобразования (поворот или перемещение). Выбирался не случайный, а простейший и кратчайший путь. Время мысленного манипулирования линейно зависело от угла поворота, необходимого для того, чтобы привести объекты к одной ориентации. Индикатором процессов внутреннего моделирования двигательных актов может быть усиление локального мозгового кровотока в двигательных центрах мозга, обнаруженное при многих типах мысленных движений. Так, избирательная активация кровотока в области классических речевых центров левого полушария наблюдается при невокализованной речи, например счете про себя.

Управление позой и движениями требует **системы отсчета,** в которой представлено как тело, так и окружающее пространство.

В зависимости от того, выполняются ли движения относительно собственного тела или относительно системы координат, связанной с внешним, или, как его называют *экстраперсональным пространством*, изменяется активность нейронов в различных областях мозга.

Своеобразным клиническим подтверждением существования системы внутреннего представления служит *геминеглект*, т. е. игнорирование пациентом половины своего тела и внешнего пространства (обычно левой) при поражениях правой теменной доли, несмотря на сохранность элементарных сенсорных и моторных функций. Геминеглект связывали с дефицитом внимания и нарушениями программирования движений, однако многие данные свидетельствуют о том, что дефект затрагивает именно систему внутреннего представления.

В классическом эксперименте пациента — жителя Милана просили представить себя стоящим спиной к знаменитому Миланскому собору и описать расположенную перед ним площадь. Пациент называл или рисовал только здания, находящиеся с правой стороны площади, игнорируя ее левую часть. Затем его просили представить себя стоящим на противоположной стороне площади лицом к собору и вновь описать открывающуюся панораму. Пациент опять описывал только правую половину площади, но при новой ориентации в сферу его внимания попадали

здания, которые игнорировались в первом случае. Это означает, что внутренняя модель у пациента была полной, но он имел доступ только к одной половине этого представления, менявшейся в зависимости от ориентации его тела, т. е. от избранной системы отсчета. Таким образом, при операциях с внутренним представлением пространства проявлялся тот же дефект, что и при рассматривании реальных объектов.

Известные способы изучения системы внутреннего представления ориентированы главным образом на ее роль в восприятии. Однако в последнее время появились новые экспериментальные подходы, базирующиеся на традиционных методах физиологии движений, а не ориентированные исключительно на перцепцию и словесные отчеты. На осознаваемом уровне отражается лишь небольшая часть работы нервной системы при выполнении пространственно ориентированных действий. Поэтому можно полагать, что большинство интегративных действий, выполняемых внутренней моделью тела, протекает на подсознательном уровне. Примером таких действий могут служить описанные Р. Магнусом шейные и вестибулярные «позные» автоматизмы, участвующие в поддержании нормального положения тела и восстановлении нарушенного равновесия у животных. У здорового взрослого человека в состоянии покоя шейные влияния на мускулатуру туловища и конечностей незаметны, но выявляются на фоне тонических реакций, вызванных вибрационной стимуляцией мышечных рецепторов. У сидящего человека, стопы которого не имеют контакта с полом, вибрация ахилловых сухожилий вызывает двустороннюю активацию четырехглавых мышц и разгибание ног в коленных суставах. Поворот головы относительно вертикальной оси сопровождается нарушением симметрии реакции: она усиливается на «затылочной» ноге и ослабляется на «подбородочной». Такая же реакция наблюдается в ответ на непроизвольный поворот головы при вибрации шейных мышц.

Известно, что вибрация сухожилия или брюшка мышцы с частотой, вызывающей активацию мышечных рецепторов растяжения, может приводить к возникновению локального тонического вибрационного рефлекса — сокращению мышцы, подвергающейся вибрации. В результате возникает движение соответствующего звена. Если его предотвратить с помощью жесткой фиксации, то тонический вибрационный рефлекс, как правило, не развивается, зато появляется иллюзия движения звена в направлении, противоположном тому, в котором происходило бы реальное движение в отсутствие фиксации. Так, вибрацией соответствующих шейных мышц можно вызвать поворот головы, а при ее фиксации в среднем положении при той же вибрации у испытуемых создавалась иллюзия поворота головы в противоположную сторону.

При иллюзорном повороте асимметрия движения ног имела знак, соответствующий направлению иллюзии, причем она была выражена даже сильнее, чем при реальном повороте головы. Это показывает, что вибрационная стимуляция одних и тех же афферентов может оказывать прямо противоположное модулирующее влияние на тоническую активность мышц ног в зависимости от состояния системы внутреннего представления.

Известен феномен изменения направления отклонения тела при гальванической вестибулярной пробе в зависимости от ориентации (поворота) головы. Оказалось, что сходный эффект можно получить и в том случае, когда вместо реального поворота головы вызывалась иллюзия такого поворота. Таким образом,

«позные» автоматизмы модулируются внутренним представлением о конфигурации тела. Кроме того, система внутреннего представления должна включать также систему координат, в которой описываются ориентация и движение тела относительно внешнего пространства. В зависимости от ситуации и двигательной задачи организм может использовать систему отсчета, связанную с корпусом, с головой, с внешним пространством или с каким-либо подвижным объектом. Переход от одной системы координат к другой влияет не только на восприятие, но и на двигательные реакции, обычно относимые к автоматическим.

Так, медленные повороты корпуса относительно фиксированной в пространстве головы вызывают иллюзию движения головы относительно неподвижного корпуса. Это показывает, что система внутреннего представления склонна использовать систему координат, связанную с корпусом, и интерпретировать взаимный поворот головы и корпуса как вращение головы относительно неподвижного корпуса. Однако в условиях данного эксперимента можно вызвать переход от эгоцентрической системы координат (связанной с корпусом) к экзоцентрической (связанной с внешним пространством). Для этого испытуемого просили захватить рукой рукоятку, жестко закрепленную на массивном неподвижном столе. Информация о взаимном перемещении корпуса и рукоятки, а также априорное представление о том, что рукоятка несмещаема, приводили к переходу от эгоцентрической системы координат к экзоцентрической — у испытуемого появлялись ощущения поворотов корпуса, который ранее воспринимался как неподвижный, соответственно исчезали и ощущения поворотов головы.

Переход от одной системы координат к другой подтверждался не только субъективным отчетом испытуемого, но и ярко выраженными изменениями реакций глазодвигательного аппарата. Если вначале амплитуда движения глаз в направлении иллюзорного поворота головы превосходила амплитуду поворотов корпуса, то после захвата рукоятки она уменьшалась в 3–4 раза.

Итак, нейронная модель тела, механизмы построения систем отсчета, набор базисных моторных автоматизмов и алгоритмов их согласования составляют основу, на которой формируется внутреннее представление о собственном теле и окружающем пространстве. Система внутреннего представления играет ведущую роль в задачах переработки сенсорной информации и реализации пространственно ориентированных движений. Реакции, которые на животных считаются классическими примерами рефлекторных «позных» автоматизмов, у человека в сильной степени определяются тем, как описывается взаимное положение головы, туловища и конечностей в этой системе. Такое описание требует определенной системы отсчета. Переход из одной системы координат в другую ведет к изменению интерпретации сенсорных сигналов и модификации двигательных реакций, возникающих в ответ на эти сигналы. Выбор системы отсчета во многом определяется априорными сведениями об объектах внешнего мира, с которыми человек поддерживает контакт (жесткость, несмещаемость и др.).

Дополнительная литература

Бернштейн Н. А. О построении движений. М.: Медгиз, 1947.

Физиология человека / Под ред. В. М. Покровского, Г. Ф. Коротько. 2-е изд. М.: Медицина, 2003.

Глава 6
ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ПАМЯТИ

Научение — это последовательность сложных процессов, вовлекаемых в приобретение, хранение и воспроизведение информации (подробнее см. главы 14, 15). В результате научения происходит модификация поведения, а память проявляется как сохранение этой модификации. Собственно «память» возникает как интегральное качество мозговой активности и существует только на феноменальном уровне. Сохраняются следовые процессы, которые формируются на нейронах во время обучения. Результатом интеграции «следов» и является энграмма.

Основные понятия. Определение понятий, которыми пользуются, когда говорят о памяти, само по себе является проблемой. **Память** — процесс, характеризующийся приобретением, хранением и воспроизведением заученного. **Энграмма** — след памяти, сформированный в результате обучения.

Память — процесс, характеризующийся приобретением, хранением и воспроизведением заученного. Энграмма — след памяти, сформированный в результате обучения.

Описание памяти может быть выполнено *по динамике развития процессов,* приводящих к формированию энграммы, *по состоянию* памяти, характеризующему ее готовность к воспроизведению энграммы, *по устройству, характеризующему состав энграммы*. Наконец, еще один способ — это описание памяти *по виду информации*. Эти аспекты описания фактически соответствуют основным концепциям памяти. Первое описание исходит из принципа временной организации памяти и отражает динамику формирования энграммы в терминах кратковременного и долговременного хранения; второе, исключая временной компонент создания энграммы, оценивает степень ее готовности к воспроизведению; третье, анализируя нейронные и молекулярные механизмы памяти, может опираться как на принцип временной организации, так и на концепцию состояния энграммы. Четвертый способ описания анализирует информационное содержание памяти.

6.1. Концепция временной организации памяти

В опытах по запоминанию слогов психологи Дж. Мюллер и А. Пильцекер еще в 1911 г. обнаружили, что заучивание второго ряда ухудшает запоминание первого. Такое тормозящее влияние одного обучения на другое объясняли нарушением реверберации процессов, развившихся после первого заучивания. Дж. Мюллер и А. Пильцекер применили эту идею для объяснения *ретроактивного торможения*, а позже она стала основой гипотезы *консолидации* следа памяти (Д. О. Хебб). Временная концепция памяти возникла на основе этой гипотезы.

Временная организация следа памяти подразумевает последовательность развития во времени качественно разных процессов, приводящих к фиксации приобретенного опыта. Основные понятия, которыми оперируют теория консолидации и другие теории, созданные в рамках концепции временной организации памяти, следующие: **консолидация** — процесс, приводящий к физическому закреплению энграммы, и **реверберация** — механизм консолидации, основанный на многократном пробегании нервных импульсов по замкнутым цепям нейронов. Длительность консолидации — интервал времени, необходимый для перехода следа памяти из кратковременного хранения, в котором он находится в виде реверберирующей импульсной активности, в долговременное, обеспечивающее длительное существование энграммы.

Временная организация следа памяти подразумевает последовательность развития во времени качественно разных процессов, приводящих к фиксации приобретенного опыта.

Основными в концепции временной организации являются понятия о **кратковременной** и **долговременной** памяти. Подразумевалось, что при фиксации происходит смена одной формы существования энграммы на другую. Представления о кратковременной и долговременной форме существования следа базируется на предположении о разных нейрофизиологических, молекулярных, биохимических и морфофункциональных основах энграммы на разных стадиях ее жизни. Предполагалось, что след памяти в своем становлении проходит два этапа — этап кратковременной памяти и затем этап долговременной памяти. В кратковременной памяти след находится в течение ограниченного отрезка времени (предполагалось, что не более нескольких минут), а в долговременной — в течение времени, соизмеримого с продолжительностью жизни данного живого существа. Физиологическим механизмом следа в кратковременной памяти является реверберация электрической активности по замкнутым цепям нейронов. Согласно Хеббу, в обучение вовлекаются определенные нейроны. При многократном действии одного и того же стимула происходит формирование замкнутого «клеточного ансамбля». По цепи нейронов многократно проходит — *реверберирует* — электрическая активность. Продолжаясь определенное время, реверберация приводит к морфофункциональным и биохимическим изменениям в синапсах. Это и есть *консолидация*, которая составляет основу долговременной памяти. *Многократное использование одних и тех же синаптических контактов улучшает проведение импульсов и приводит к формированию специфических белков.*

Существование следа памяти в виде реверберирующих электрических импульсов — необходимое условие для перехода энграммы в долговременную память. Прерывание или предотвращение реверберации должно приводить к физическому разрушению следа памяти и его исчезновению.

Чтобы проверить правильность этой гипотезы, проводили опыты с использованием методов **экспериментальной ретроградной амнезии**. В первой фазе (кратковременной памяти) энграмма была неустойчива, ее можно было разрушить действием амнестического агента (например, электрошока). Эта ее неустойчивость и уязвимость объясняется тем, что реверберирующую активность легко прервать. Но тогда не произойдет и перехода следа в долговременную память. Предполагали, что переход следа из кратковременного в долговременное хранение осуществляется за несколько секунд или минут. Полученные результаты в целом подтвер-

дили генеральную идею: действительно, амнестический агент (например, электрошок), примененный через короткий интервал времени после обучения, вызывал нарушение памяти в форме ретроградной амнезии. Однако появились факты, которые не могли быть объяснены в рамках временной концепции. Самыми важными являются данные о восстановлении памяти, потому что они резко противоречат тезису о физическом уничтожении следа, если он до амнестического воздействия не прошел стадию консолидации.

6.1.2. Спонтанное восстановление памяти

Факты о спонтанном восстановлении памяти после действия амнестического электрошока подтверждены как клиническими наблюдениями, так и экспериментами. Динамика восстановления памяти может быть чрезвычайно сложной. Например, в опытах Р. Кинга и Р. Гляссера тестирования состояния памяти проводили через 24, 48, 72 часа, через 1, 2, 4 и 6 недель. Каждая группа животных подвергалась однократному тестированию. Через 48 часов, 1 и 4 недели обнаружено восстановление памяти, через 24, 72 часа и 2 и 6 недель — ретроградная амнезия. Важно то, что после амнезии происходит спонтанное восстановление.

6.1.3. Восстановление памяти методом напоминания

Были разработаны специальные методы, которые восстанавливали энграмму, депрессированную элоектрошоком (или другим амнестическим агентом). Метод «напоминания» заключается в том, что перед тестированием сохранения навыка животным предъявляли электрическое раздражение, сила которого была значительно меньше силы «обучающего» раздражения, — напоминание не обладает самостоятельным обучающим эффектом. В результате у животных не обнаруживали ретроградной амнезии. Опыты показали, что подкрепление и «напоминание» могут иметь разную физическую природу. Предполагается, что амнестический агент (а может быть, и естественное «забывание») переводит энграмму в латентное состояние. «Напоминание» выполняет функцию стимула, активирующего след памяти.

6.1.4. Восстановление памяти методом ознакомления

Если перед обучением животное поместить в экспериментальную камеру и дать возможность свободно передвигаться по ней в течение нескольких минут, то после применения амнестического агента ретроградная амнезия не возникает. Влияние предварительного опыта на устойчивость следа памяти получило название **эффекта «ознакомления»**. Применение метода «ознакомления» — эффективный способ реконструкции энграммы после действия амнестических воздействий. Восстанавливающее действие ознакомления зависит от длительности пребывания животных в экспериментальной камере до обучения.

Все перечисленные методы восстановления доказывали, что после действия амнестического агента физический след не разрушается, а переходит в такую форму, которая не может быть воспроизведена на уровне поведения в данный момент времени. Это приводит к идее о том, что причиной амнезий может быть не физическое уничтожение энграмм (их «стирание»), а временное подавление их воспроизведения.

6.1.5. Ретроградная амнезия для реактивированных следов памяти

Результаты опытов вынудили поставить следующий вопрос: существует ли вообще интервал времени, за пределами которого действие амнестического электрошока окажется неэффективным? Независимость нарушения памяти от «возраста» энграммы продемонстрирована при **реактивации** следа памяти. Исследования показывают, что применение специальных методов делает возможным развитие ретроградной амнезии для любого следа. Процедура реактивации следа оказывается эффективной для восстановления памяти у людей.

Ретроградную амнезию можно вызывать после перехода следа памяти в долговременное хранение.

Накопленные в экспериментах противоречия фактических данных с основными положениями временной теории привели к возникновению новых идей, оформившихся в концепцию состояний следа памяти.

6.2. Концепция состояний памяти

Основные положения концепции состояний памяти заключаются в следующем: память выступает как единое свойство, поэтому ее невозможно разделить на кратковременную и долговременную. Память существует в **активной форме**, готовой к реализации в данный момент времени, и **пассивной** (или **латентной**), не готовой к непосредственному воспроизведению. Активная память — совокупность активных энграмм. О состоянии памяти можно судить только по результатам воспроизведения. Воспроизведение может блокироваться (причиной блокады может быть, например, нарушение электрической активности определенных нейронов). Ретроградная амнезия возникает только для энграмм, находящихся в момент применения амнестического агента в активном состоянии.

6.2.1. Организация активной памяти

Память организована в систему, в которой вновь приобретенный опыт занимает определенное место. Если новая энграмма вошла в систему памяти, то для ее актуализации достаточно не только ее непосредственной активации, но и активации через «подсказку». Память проявляется в возможности модифицировать поведение в зависимости от прошлого и настоящего опыта. Всякий раз повторно активированная энграмма отличается от нее самой, воспроизведенной на другом отрезке времени в прошлом. Различие объясняется тем, что воспроизведение энграммы осуществляется с разных нейронных ансамблей — с тех, на которых она достигла уровня воспроизведения в данный момент времени.

Некоторая часть памяти становится *активной* и доступной для воспроизведения. Другая ее часть находится в *латентном*, или неактивном, состоянии и потому недоступна для реализации. В зависимости от условий формирования энграммы новые следы памяти могут поступать в активном или неактивном состоянии. Именно это свойство лежит в основе исключительно важного феномена — так называемого **латентного обучения**.

Концепция состояний памяти свободна от условного деления на кратковременную и долговременную и потому может объяснять феномены, которые оста-

Память существует в активной форме, готовой к реализации в данный момент времени, и пассивной (или латентной), не готовой к непосредственному воспроизведению.

ются непонятными с точки зрения временного подхода к организации памяти. Например, ретроградная амнезия для «старых» (заведомо консолидированных) следов памяти возможна, потому что энграммы в активном состоянии готовы к немедленному воспроизведению и существуют на уровне электрических процессов. Амнестический электрошок (или другой амнестический агент) влияет на электрофизиологический эквивалент энграммы, тем самым блокируя ее воспроизведение. То, что называют кратковременной памятью, фактически является частью активной памяти. Поэтому законы, найденные исследователями для кратковременной памяти, остаются справедливыми, так как они характеризуют «новую» часть активной памяти. Вообще же активная память состоит из старых и новых энграмм.

6.2.2. Уровни существования энграммы

Поскольку концепция состояний рассматривает энграммы активные, воспроизводимые в требуемый момент времени, и латентные, которые не могут быть воспроизведены сейчас, но могут быть активированы потом, возникают различные идеи о форме их хранения в мозге. Активная энграмма существует на уровне электрических процессов. (Это означает, что если исследователи используют для изучения памяти электрофизиологические методы, то они будут работать с активными энграммами, имеющими электрический эквивалент. Его можно зарегистрировать объективно при помощи микроэлектродов или макроэлектродов или еще какимлибо способом.) Однако современной наукой уже доказано, что электрический процесс сам является результатом многих тонких биохимических и биофизических событий. Поэтому фактически за электрическими процессами стоит определенный «молекулярный субстрат». (Изучению этой интереснейшей проблемы — молекулярных носителей памяти — посвящены многие современные работы в области биохимии, молекулярной генетики, биофизики.)

Энграмма, имея в своей основе определенный «молекулярный субстрат», актуализируется только при переводе молекулярного кода на уровень электрической активности. Понятно, почему: ведь язык мозга — это электрические процессы, функция коммуникации между нейронами осуществляется благодаря этому качеству работы мозга. Многие опыты демонстрируют возможность функционального разделения этих двух способов существования энграммы: амнестический электрошок, не затрагивая молекулярной базы следа, временно блокирует его воспроизведение, нарушая перевод молекулярного носителя на уровень электрической активности. Опыты по пересадке мозга у насекомых показывают, что молекулярная составляющая энграммы может передаваться от донора к реципиенту. Многое выяснено о том, какие именно явления молекулярного уровня стоят за формированием следа, но крайне мало известно, каким же образом происходит «оживление» следа при переходе его из латентной формы в активную.

6.3. Концепция распределенной памяти

Память возникает при взаимодействии многих структур мозга. Эта идея получила свое подтверждение в опытах с электростимуляциями различных мозговых

структур. Опыты с локальными раздражениями мозга показали, что след памяти через разное время реализуется разными мозговыми структурами или их частями.

6.3.1. Распределенность памяти по структурам мозга

Опыты с избирательной электрической стимуляцией различных структур мозга показали, что их нервные клетки вовлекаются в процесс воспроизведения следа из памяти через разное время после обучения. Оказывается, след как бы *распределен* по нервным клеткам, принадлежащим различным мозговым образованиям, и информация, которая в них хранится, будет доступной для считывания только через определенное время после ее фиксации. Таким образом, качество следа памяти через разное время после его создания обеспечивается разными нейронными системами.

Психофизиологи, изучающие особенности памяти на уровне поведения, установили, что эти энграммы отличаются по скорости извлечения из памяти, точности, полноте и другим параметрам, поскольку их нейронную основу обеспечивают клетки разных структур мозга.

В опытах показано, что эффективность амнестических раздражений различна в зависимости от интервала времени, прошедшего после обучения. Для идентификации таких нейронных систем были использованы локальные раздражения разных структур головного мозга: ретикулярной формации среднего мозга, гиппокампа, миндалины. Стимуляция токами малой силы гиппокампа, миндалины, срединного центра у кошек или хвостатого ядра у крыс прерывает долговременную память для задач пассивного избегания. Раздражение ретикулярной формации приводит к нарушениям кратковременной памяти, хвостатого ядра — кратковременной и долговременной, миндалины и гиппокампа — долговременной. Кратковременная и долговременная память развиваются параллельно и обеспечиваются разными нейронными системами. Интересно, что некоторые исследователи относят энграмму в одно и то же время и к кратковременному, и к долговременному хранению.

В опытах с **экстирпациями** различных участков мозга было показано участие разных структур в кратковременной памяти. Обнаружено, что хотя наиболее отчетливые и стойкие нарушения поведения животных были связаны с разрушением префронтального неокортекса, тем не менее эффективными оказались и повреждения таких структур, как хвостатое ядро и другие базальные ядра, гиппокамп, септум, ядра таламуса, височная кора, ретикулярная формация среднего мозга.

Удаляя определенные участки мозга, исследователи пытались понять, как именно они связаны с процессами обучения и памяти. Результаты известны: даже при экстирпации значительных участков мозга обучение происходило, а память нарушалась относительно мало. Именно поэтому К. Лешли пришел к выводу о том, что «памяти нигде нет, но в то же время она всюду». Можно представить, что след памяти распределен по разным нейронам, находящимся в различных структурах, и его невозможно полностью «изъять». Например, обнаружено, что удаление области коры, при стимуляции которой у людей развивались определенные воспоминания, не отражается на возможности вызывать те же самые воспоминания раздражением другой области коры.

Согласно результатам исследований последних 5–10 лет, кратковременная и долговременная память являются самостоятельными процессами. Хебб заблуждался, предполагая, что существует причинная связь между кратковременной

и долговременной памятью. Нарушения кратковременной памяти при нормальной долговременной характерны для пациентов с некоторыми видами заболеваний, например с «белой горячкой», и иногда встречаются у больных с депрессивными состояниями. Исследования последних лет показывают, что проблема плохой кратковременной памяти и хорошей долговременной становится проблемой только в том случае, если считать, что формирование первой является входными вратами для последней. Если же они поддерживаются разными системами или даже одной и той же, но механизмами, которые не являются причинно связанными, то тогда результат не представляет никакой проблемы.

Следовательно, проблема заключается не в принадлежности какого-либо события к кратковременной или долговременной памяти, а в способе, посредством которого информация интегрируется таким образом, что может воспроизводиться и влиять на поведение, делая его гибким (бесполезно хранить что-либо, если к этому нет удобного доступа). Осуществление этих процессов требует участия определенных систем мозга, способных взаимодействовать в течение микросекунд. Какие это системы и каковы механизмы столь быстрого взаимодействия — это основные проблемы современных исследований памяти.

6.3.2. Распределенность памяти по множеству элементов мозга

Является ли феномен научения уникальным, свойственным только определенным нервным клеткам и реализующимся только в исключительных условиях? Из анализа данных литературы следует, что пластические перестройки, связанные с научением, — типичное событие для нейронов ЦНС.

Стимуляция любого пункта мозга (за исключением мозжечка) может применяться в качестве условного раздражения. Это было показано в опытах на цыплятах, кошках, крысах, кроликах, морских свинках, собаках, макаках. Следовательно, независимо от того, находится подвергающийся стимуляции элемент в неокортексе, базальном ганглии, таламусе, гипоталамусе, гиппокампе или мезенцефалоне, доступ к другим стимулируемым структурам мозга открыт. В экспериментах на отдельных нейронах демонстрируется возможность их обучения. На изолированных нейронах показано, что обучается практически любая выделенная клетка. Результаты таких работ заставляют думать о действии универсального биологического механизма, который объединяет два события, попадающих в допустимый интервал времени. Пластические перестройки, связанные с научением, развиваются у нейронов всех исследованных структур мозга.

В нейрофизиологических исследованиях проблема локализации энграммы в нейроне решается при помощи изучения роли пре- и постсинаптических мембран в обучении и памяти. Исключительную роль также играют исследования по выяснению значения эндонейрональной пейсмекерной активности в пластичности нервных клеток.

6.3.3. Реорганизация нейронной цепи

После обучения при актуализации энграммы через разные интервалы времени нейронные цепи, осуществляющие реализацию энграммы, перестраиваются. Как показали исследования, участие структур мозга в научении и памяти является

динамичным. «Организующим законом» служит принцип распределенности энграммы по параметру достижения максимальной активности.

Доказательствами функциональной перестройки нейронной цепи, опосредующей актуализацию энграммы в определенные моменты времени, служат результаты опытов, в которых показана взаимосвязь различных структур мозга с возможностью нарушения памяти при локальных стимуляциях через разное время после обучения.

Представление о том, что след памяти не имеет строгой локализации, а считывается с нейронов разных структур мозга в зависимости от обстоятельств, подтверждено экспериментами. Факты, полученные в опытах, указывают на **принцип распределенности энграммы** как на *основу организации* памяти. Этот принцип предполагает непостоянство упомянутой организации во времени. Нестабильность определяется текущими изменениями функциональной значимости вовлеченных мозговых структур в ходе реализации энграммы. Топография функциональной части системы, обеспечивающей воспроизведение, меняется от момента к моменту. Можно предполагать, что эти изменения связаны с достижением максимума актуализации энграммами других элементов, расположенных в других структурах. Постоянная смена активностей следа памяти на разных элементах системы является причиной постоянного «блуждания» активных мнестических центров.

Принцип распределенности энграммы — основа организации памяти.

6.3.4. Нейрофизиологические механизмы распределенности энграммы

Нейрофизиологические опыты, в которых внутриклеточно или экстраклеточно регистрировалась электрическая активность нейронов, показали, что максимум ответа достигается через разное время после обучения. Анализ событий на синаптическом уровне показал, что после обучения большая часть постсинаптических ответов достигает максимального значения спустя некоторое время после обучения — до 30–40 мин после первой серии. Такие нейроны как бы демонстрируют латентное обучение. Менее 14% нейронов формируют следы, которые актуализируются сразу же после обучения (рис. 6.1). Клетки, достигающие наивысшего состояния активности следа через некоторое время после завершения обучения, с каждой следующей серией будут отодвигать пик активности все дальше, а след будет оставаться активным в течение все более длительного времени (рис. 6.2). Таким способом продлевается активная «жизнь» следа памяти на популяции нервных клеток. Когда след инактивируется на одной группе клеток, как раз в это время он достигает максимальной воспроизводимости на другой — и так до тех пор, пока не исчерпается временной резерв данного нейронного ансамбля. Энграмма становится неактивной, переходит в латентное состояние и ждет «напоминания», которое при помощи неизвестных пока механизмов выведет ее на уровень актуализации.

6.3.5. Консолидация — реорганизация нейронной системы

Понятие о «консолидации памяти» впервые было предложено в 1900 г. для объяснения феномена ретроактивной интерференции. Доказательства существования

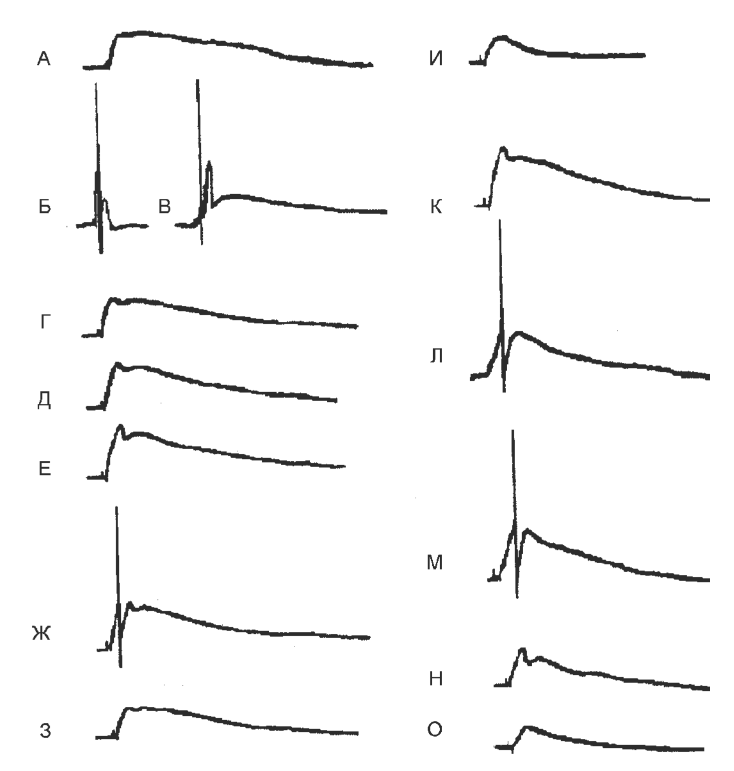


Рис. 6.1. Формирование условного ответа при сочетании микроаппликации ацетилхолина (АХ) с электрическим деполяризационным импульсом тока (0,36 нА; 100 мс)

А — исходный ответ на микроаппликацию АХ (УС) в локус 1; Б — ответ нейрона на деполяризационный стимул, используемый в качестве подкрепления (БС); В — сочетание АХ и БС, интервал от начала микроаппликации до начала действия БС 50 мс, частота предъявления сочетаний 1 раз в 2–3 мин; Г — ответ нейрона на изолированное предъявление АХ после 8 сочетаний УС—БС; Д — ответ нейрона после 12 сочетаний; Е — ответ нейрона на АХ после 20 сочетаний; Ж, З — ответ нейрона через соответственно 5 и 25 мин после предъявления 20 сочетаний; И — ответ нейрона на микроаппликацию АХ в локус 2 (ответ получен до проведения обучения в локусе 1); К — ответ нейрона на АХ после 8 сочетаний УС—БС во второй серии; Л — ответ нейрона на АХ в локусе 1 после 20 сочетаний во второй серии; Н — ответ нейрона на АХ через соответственно 30 и 40 мин после обучения; О — ответ нейрона на АХ в локусе 2 после достижения максимального ответа в локусе 1 (л). Калибровка: 10 мВ, 1 с

процесса консолидации были подтверждены фактами ретроградной амнезии у человека и экспериментальной ретроградной амнезии в опытах на животных. **Консолидация** — это процесс, который развивается во времени, в течение которого происходит фиксация в памяти. Он состоит в развертывании молекулярного каскада и в морфологических изменениях, благодаря которым модификации в синапсах после обучения постепенно становятся стабильными.

Накопленные экспериментальные факты и анализ нарушений памяти у людей показывает, что зависящая от времени ретроградная амнезия может охватывать месяцы и годы. Глубина амнезии, особенности ее проявления определяются характером нарушений функций гиппокампа. Очевидно, что когда после обучения

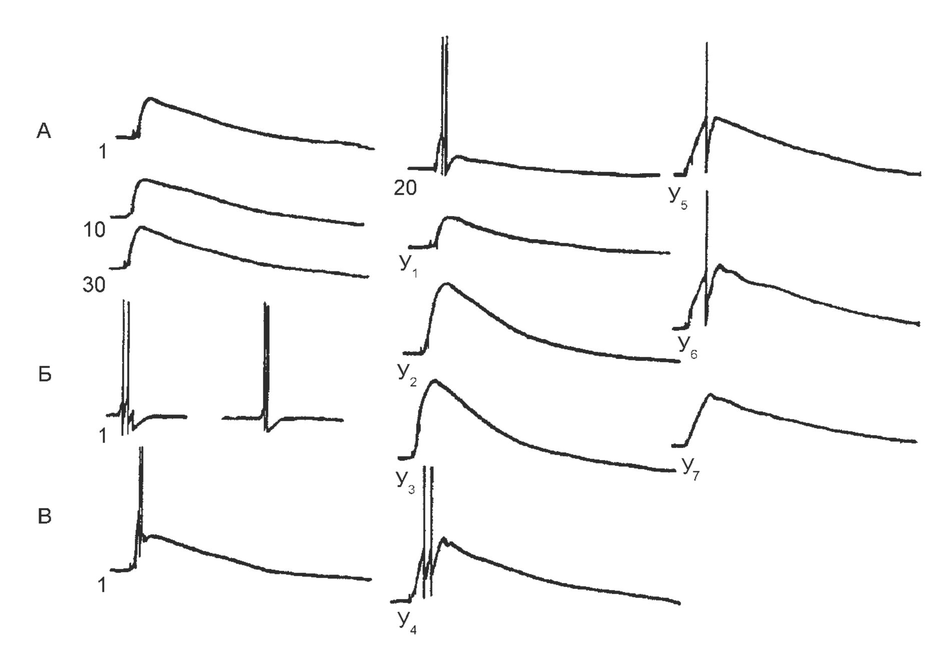


Рис. 6.2. Отсроченное обучение на нейроне ЛПа3 при сочетании микроаппликаций АХ с электрическим деполяризационным стимулом, вызывающим генерацию ПД

А — исходный ответ нейрона на микроаппликацию АХ (1), ответ на АХ при повторных микроаппликациях на 10-е и 30-е применение. Частота микроаппликаций 1 раз в 2–3 мин; Б — ответ нейрона при повторных предъявлениях БС с частотой 1 раз в 2–3 мин. Сила стимула 2,5 нА, длительность 100 мс: показан ответ нейрона на 1-е и на 30-е предъявление; В — формирование условного ответа при сочетании АХ с электрическим предъявлением.
Интервал между УС и БС равен 10 мс: 1 — ответ нейрона на первое сочетание УС—БС; 20 — на 20-е предъявление УС—БС; У1 — ответ нейрона на АХ через 3 мин после 20 сочетаний; $У_2$, $У_3$, $У_4$, $У_5$, $У_6$, $У_7$ — ответ нейрона через 10, 30, 40, 90, 120 и 150 мин после пятой серии сочетаний соответственно. Калибровка: 10 мВ, 1 с

проходит определенное время, то развивается постепенная реорганизация хранения в долговременной памяти, соответственно важность гиппокампальной формации (которая, как предполагается, играет существенную роль в хранении в памяти лишь на ранних этапах после обучения) постепенно снижается, и происходит развитие более постоянной системы памяти, не зависящей от этой области. Этот постепенный процесс морфофункциональной реорганизации памяти и называется консолидацией. В последнее время принято считать, что консолидация — это процесс, посредством которого память становится независимой от гиппокампальной области.

> Одна из самых быстрых форм следообразования — долговременная потенциация — формируется на нейронах гиппокампа.

Гиппокампальная система может быть местом сохранения кратковременной памяти, потому что синапсы гиппокампа способны быстро изменяться. Неокортикальные синапсы изменяются медленнее. В экспериментах многих исследователей было показано, что на нейронах гиппокампа формируется *долговременная*

потенциация (*LTP*) — одна из самых быстрых форм следообразования. Для нейронов гиппокампальной системы характерен именно этот вид пластичности. Изучение нейроанатомии и нейрофизиологии гиппокампа привело к предположению о том, что он обеспечивает быстрое сохранение внутри поля СА3 (оно срабатывает как автоассоциативная система). Позже, когда появляются полные данные, гиппокамп может реконструировать память в неокортексе при помощи реактивации неокортикального представительства. С течением времени и в результате повторных активаций память полностью переходит в неокортекс.

Консолидация — это процесс, который развивается в течение времени, необходимого для фиксация в памяти. Он заключается в развитии биохимических реакций и в морфологических изменениях, благодаря которым модификации в синапсах после обучения становятся стабильными.

Консолидация — это процесс постепенной морфофункциональной реорганизации памяти, посредством которого след памяти становится независимым от гиппокампальной области и переходит в неокортекс.

Консолидация происходит, когда гиппокампальная система повторно реактивирует представительство в неокортексе, что постепенно приводит к усилению внутренних связей кортикальных областей, которые могут поддерживать память независимо от гиппокампальной системы. Консолидация исключительно важна, потому что она дает коре возможность изменяться постепенно таким образом, что происходит объединение различных повторяющихся фактов и событий внешнего мира. Временное хранение информации во время периода консолидации осуществляется при помощи быстро устанавливающихся и короткоживущих изменений внутри гиппокампальной системы. Факты и события, которые надо запомнить надолго, затем объединяются через процесс консолидации в уже существующую конгломерацию неокортекса.

Не следует смешивать разные понимания консолидации, так как они подразумевают разные события. Существует различие между уровнями анализа, которые описывают постепенную стабилизацию синаптических изменений, и уровнем анализа, который описывает то, как различные структуры мозга участвуют в памяти, когда проходит какое-то время после обучения.

6.3.6. Реактивация памяти и активность гиппокампа

Если консолидация происходит постоянно и сохраненная память непрерывно оживает как часть нормальной мозговой активности, то нужно объяснить, когда и как это происходит. Например, консолидация может происходить в определенном состоянии мозга, таком как *REM*-сон («быстрый») или медленноволновый сон (см. главу 13). Последние данные показывают некоторые интересные свойства медленного сна, которые могли бы быть полезными для консолидации. Во-первых, эффективность нейромедиаторной передачи внутри гиппокампальных систем выше во время медленного сна, чем во время REM-сна или в бодрствующем состоянии. Однако пластичность внутри тех же самых цепей снижается во время медленного сна. Так, если реактивация сохраненного представительства в гиппокампе происходит во время медленного сна, то возбуждение эффективно может быть передано через гиппокамп без изменения сохраненной информации. Также во время медленного сна в гиппокампальных полях СА3 и СА1 клетки разряжаются синхронно и с высокой скоростью, и это приводит к увеличению активности

нейронов в глубоких слоях гиппокампа (субикулярном комплексе и энторинальной коре). Исследователи считают, что это хороший способ управления синаптическими изменениями внутри гиппокампально-энторинальных цепей и способ влияния на представительство в коре. Получены данные, поддерживающие предположения о том, что реактивация представительства памяти во время сна является частью эндогенного постепенно развивающегося процесса, при помощи которого память консолидируется в неокортексе (см. также раздел 13.8).

6.4. Концепция информационного содержания памяти

Выявление структуры памяти зависит от критериев анализа. Традиционно память рассматривают во временном измерении. Сравнительно недавно появилось новое измерение — по содержанию сохраняемой информации (рис. 6.3). Результаты клинических наблюдений показали, что у человека существует по меньшей мере две разные системы памяти: для *усвоения* и *запоминания* информации разного вида. Выбор системы памяти зависит от особенностей сведений, которые нужно запомнить. Они имеют отличающиеся оперативные характеристики, участвуют в приобретении знаний разного рода и осуществляются разными мозговыми структурами. Исследователи предположили, что переработка по крайней мере *двух видов* информации ведется в мозге раздельно, и каждый из этих видов хранится также отдельно (L. R. Squire et al.). Опыты на нормальных испытуемых, выполненные с использованием регистрации вызванных потенциалов, позитронно-эмиссионной томографии, ЯМРИ (см. главу 2), а также опыты на животных с различными повреждениями мозговых структур подтверждают существование биологических основ для множественных систем памяти. Для запоминания большей части ситуаций вовлекается несколько систем памяти.

В зависимости от сохраняемой информации память подразделяется на два вида: *недекларативную* (*имплицитную*) и *декларативную* (*эксплицитную*). Декларативная память хранит факты, а недекларативная «отвечает» за навыки и привычки (рис. 6.3).

Декларативная память хранит факты, а недекларативная «отвечает» за навыки и привычки.

Недекларативная (имплицитная) память выражается через неосознаваемые изменения деятельности. Она хранит собрание неосознаваемых способностей к обучению, которые проявляются в умениях, навыках, простых формах обусловливания, привыкании. Примеры недекларативной памяти включают способности к заучиванию зрительных категорий при помощи запоминания прототипа образца и облегчение способности детектировать и определять недавно встреченные стимулы.

Процедурная память — часть имплицитной памяти — это знание того, как нужно действовать. Она состоит из автоматизированных навыков, выполнение которых трудно описать словами (например, вождение машины, езда на велосипеде, коньках). Процедурная память, вероятно, развивается в ходе эволюции раньше, чем декларативная. Привыкание и классическое обусловливание — это примеры приобретения процедурного знания. Процедурная память основана на биохимических и биофизических изменениях, происходящих только в тех нерв-

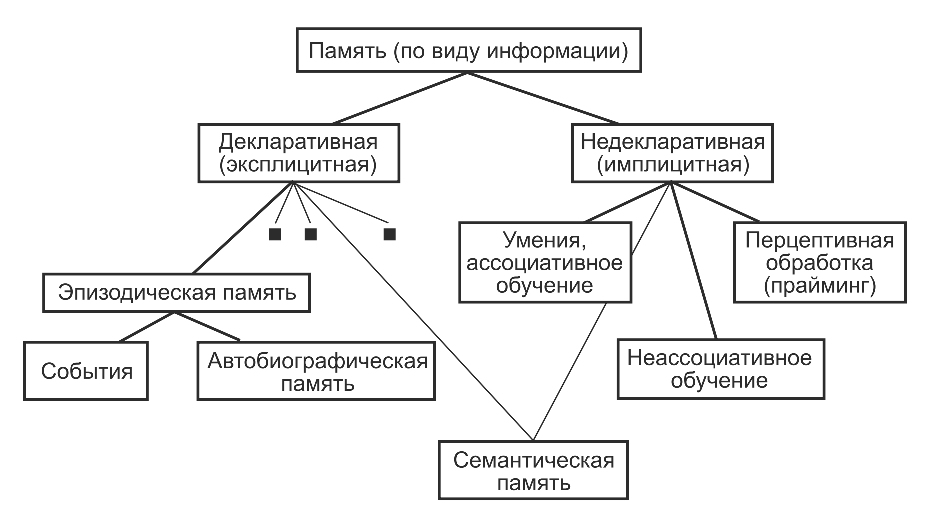


Рис. 6.3. Структура памяти (по содержанию информации)

ных сетях, которые непосредственно участвуют в усвоении нового материала (см. также главу 23).

Система знаний — часть процедурной памяти — содержит надперсональные факты: знания о мире, школьные знания, грамматику и др. И наконец, *прайминг* — первичная обработка информации при восприятии — сохраняет информацию о том, что способствует облегчению восприятия, неконтролируемому воспроизведению информации из прошлого. Он улучшает определение и идентификацию стимулов после их предварительной презентации. Например, объект, который вы видели ранее, идентифицируется быстрее и точнее, чем новый. (Когда впервые смотрят в микроскоп, с трудом различают даже большие структуры, а в дальнейшем опытный глаз различает удивительно мелкие детали.) Перцептивный прайминг остается интактным даже у тяжело амнезированных пациентов, у которых не удается обнаружить декларативную память. Предполагается, что основной нейроанатомический механизм прайминга обеспечивается активностью задних кортикальных областей, которые специализируются на перцептивных операциях.

Декларативная (эксплицитная) память выражена осознаваемым воспоминанием или узнаванием прошлых событий. Декларативная память контролируется гиппокампом и анатомически связанными структурами медиальной височной доли и диэнцефалона и поддерживает способность сознательного воспоминания фактов и событий. *Эпизодическая память* — часть декларативной памяти — состоит из индивидуальных эпизодов, связанных со временем и местом события. Она дает личности возможность осознавать в момент времени 2 то, что с ним произошло в момент времени 1. Эпизодическую память составляет информация, которую индивид приобрел как участник социальных действий и перципиент физического мира. Она эксплицитна, мы пользуемся ею сознательно, а другие формы памяти обычно имплицитны (не требуют осознавания). Эпизодическое воспоминание зависит от того, как первоначально происходили события (запоминание), и от условий, в которых происходит воспоминание (процесс воспроизведения). Многие эффекты процессов заучивания и воспроизведения и их взаимодействие

как при нормальной, так и при патологической памяти достаточно хорошо изучены на уровне когнитивного анализа, но современные знания о мозговых механизмах и процессах, которые обеспечивают эпизодическую память, фрагментарны. Представление об этих механизмах могло бы увеличиваться благодаря использованию техники сканирования мозга — позитронно-эмиссионной томографии (см. главу 2).

Эпизодическая память тесно связана с *семантической*, которая регистрирует, хранит и делает доступным для воспроизведения надперсональное знание, т. е. знания, накопленные человечеством. Семантическую память образует информация, извлеченная индивидом не из непосредственно воспринимаемого им мира, а всякого рода субститутов фактической реальности. Семантическая память — это хранилище усвоенных нами текстов и сообщений. На примере литературного произведения можно показать, что семантическая память — это основа многовариантных диалогов художественных текстов, которые по-новому воссоздают логику литературного процесса, основанную на эпизодической памяти автора. Примером семантической памяти может быть знание о том, что Эйфелева башня находится в Париже, а террорист — это бандит, который добивается своих целей, захватывая заложников и угрожая им физическим уничтожением. Воспоминание же о визите в Париж или о том, что предложение предъявлялось в числе других, прежде выученных, в опытах по изучению памяти — это примеры эпизодической памяти. Воспроизведение из эпизодической памяти является эксплицитным: оно происходит при осознаваемом воспоминании соответствующих событий, в то время как воспроизведение из семантической памяти является имплицитным, так как оно происходит при отсутствии осознавания любого из прошлых событий.

Существуют аргументы в пользу принятия более широкого определения семантической памяти как хранилища всей информации о мире. В подобном случае в исследовательское поле включаются многочисленные исследования по проблеме знаний в целом, а не только те, которые имеют дело со знаниями языка. Кроме того, из узкого определения следует, что есть действительные различия между знаниями языка и знаниями о мире. Различия могут быть, но в лингвистике они не прописаны, это всего лишь предположение. Решение в пользу принятия более широкого определения семантической памяти означает, что различия между эпизодической и семантической памятью не эквивалентны различиям между аналитическим и синтетическим подходами. И хотя проводить границу между эпизодической и семантической памятью необходимо, все же нужно подчеркнуть: граница между двумя системами памяти нечеткая, здесь нет дихотомии. Любая информация уходит корнями в эпизодическую память; проблема в том, каким образом временно маркированная информация превращается в базовые знания.

Эпизодическая память состоит из автобиографических сведений и информации, связанной с различными периодами жизни индивида.

Различия между семантической и эпизодической памятью изучались в работах Тульвинга (E. Tulving). Он показал, что собственно эпизодическая память состоит из *автобиографических сведений* и *информации, связанной с различными временны́ми интервалами*. Семантическая память имеет дело с фактами, не зависящими от частных обстоятельств. Главная функция автобиографической памяти — разделение своей памяти с другими людьми, т. е. сообщение сведений о себе. Эта

функция реализуется с помощью языка. Психология автобиографической памяти человека представляет собой новое «проблемное поле» психологической науки.

6.4.1. Воспроизведение из памяти

Общеизвестно, что память состоит из трех последовательных этапов — *запоминания*, *сохранения* и *воспроизведения*. Одним из видов воспроизведения является воспоминание — извлечение из долговременной памяти образов прошлого, мысленно локализуемых во времени и пространстве. Воспоминание может быть произвольным (припоминание) и непроизвольным, когда образы спонтанно возникают в сознании (персеверируют). При произвольном воспоминании какого-либо события сознательно восстанавливается отношение к нему, и это может сопровождаться эмоциями, сопутствующими этому эпизоду. Воспоминание прошлого опыта никогда не бывает абсолютным. Степень несовпадения воспоминания и прошлого события зависит от особенностей развития личности — ее установок, мотивов, целей, от давности припоминаемого события, а также от значимости его для субъекта. Воспоминание является хорошо изученным примером работы декларативной памяти. Нейроанатомически оно зависит от интеграции активности в медиальной височной области и диэнцефальных структурах. Согласно одной из гипотез, мозг хранит различные грани воспоминаний даже об одном явлении или предмете в разных местах, причем каждое понятие связано с областью мозга, которая «специализируется» на его восприятии. Неудивительно поэтому, что, вспоминая о каком-то событии, мы в состоянии воспроизвести только отдельные его детали.

> Воспоминание — извлечение из долговременной памяти образов прошлого, мысленно локализуемых во времени и пространстве.

> Воспоминание — одно из проявлений декларативной памяти.

Методы исследования воспроизведения. Если этап запоминания (научения) исследуется весьма детально (вплоть до молекулярно-генетических механизмов), то о механизме хранения следов памяти известно значительно меньше, а о тонких механизмах воспроизведения — крайне мало. Сравнительно недавно стали публиковаться данные, полученные исследователями при изучении нейроанатомической локализации и пространственной организации процесса воспроизведения при помощи техники ПЭТ, МЭГ, ЯМРИ (см. главу 2). В исследованиях мозга эти методы позволяют вскрыть изменения, которые происходят при активации специфических областей мозга при воспроизведении. Сканирование мозга при помощи самых мощных современных систем становится необходимым инструментом. При этом уместным и информативным оказалось использование и более традиционных методов — регистрации вызванных потенциалов. Итак, из вышесказанного ясно, что успешность изучения механизмов воспроизведения определяет техника.

Исследователи обнаружили, что воспоминания активируют области мозга, ответственные за обработку соответствующего сенсорного опыта. Однако существующие модели памяти предсказывали, что воспроизведение информации о событиях реактивирует те области мозга, которые были *активными во время запоминания* этой информации (во время обучения). Жизненные события многогранны, затрагивают деятельность самых разных мозговых структур. И с этой позиции интересно было использовать в опытах не только примитивно организо-

ванные объекты, фактически адресованные к структурам мозга, анализирующим одну модальность (сенсорное качество), а комбинированные, требующие участия мультимодальной системы. Поэтому в опытах испытуемым предъявляли различные картинки или же звуки (например, лай собаки, рев мотора или бой барабана). Сложные объекты представляли собой ассоциированные изображения и звуки. Образы и звуки комментировались текстом-описанием. После ознакомления испытуемых с образами и звуками исследователи помещали испытуемого в ЯМРИ-сканер, предъявляли ему текстовые описания картинок и звуков и просили вспомнить ассоциированный образ или звук. Анализ результатов показал, что воспоминание зрительных образов почти неизменно активирует зрительные области коры, а воспоминание звуков — слуховую кору.

В соответствии с результатами предыдущих исследований естественно было ожидать, что те же самые области мозга, которые используются при восприятии зрительной и слуховой информации, могут также вовлекаться в припоминание увиденного и услышанного. Однако не все области, вовлекаемые в восприятие, реактивируются во время воспоминания. Результаты показали, что реактивируются области, представляющие зоны восприятия высокого порядка (например, повышается активность не 17-го зрительного поля затылочной области, а зрительных полей нижневисочной коры). Поэтому можно предположить, что во время воспоминания происходит избирательное подключение тех областей, которые содержат достаточно сложную интеграцию сенсорной информации.

6.4.2. Гипотеза реактивации

Предполагается, что функция памяти основывается на *взаимозависимости процессов запоминания и воспроизведения*. Когда мы вспоминаем что-либо, то активируются области мозга, содержащие память об этом событии. Опыты показали, что припоминание тех зрительных изображений, которые при заучивании предъявлялись в паре со звуками, активировали определенные слуховые области мозга, вовлекаемые в процесс запоминания. После такого словесно-звукового запоминания активация слуховых областей мозга наблюдалась и во время узнавания слов, когда не требовалось воспроизвести звуковую информацию. Суммированные вместе, эти наблюдения позволяют предположить, что информация о звуковых компонентах мультисенсорных событий хранится в слуховой коре и реактивируется при воспроизведении.

6.4.3. Влияние недекларативной памяти на воспроизведение из декларативной

Ключевым вопросом в изучении взаимодействия систем памяти является вопрос о влиянии недекларативной памяти на воспроизведение. Два типа памяти могут действовать независимо, как это показано во многих исследованиях, или же узнавание частично может основываться на суждении о сходстве, исходящем от недекларативной памяти.

Исследования с использованием ЯМРИ показали, что зрительный прайминг и зрительное категорийное обучение связаны со снижением активности в задних кортикальных областях. Общий вывод из этих данных заключается в том, что снижение активности отражает улучшение перцептивной способности для знакомого

зрительного стимула. Неизвестно, какую роль играет улучшенная перцептивная способность в деятельности декларативной памяти при тестировании узнавания. Для получения ответа на этот вопрос нужно выяснить, всегда ли происходит снижение кортикальной активности, когда индивидуумы производят сознательное воспроизведение объектов из памяти.

Опыты показали различную активность мозга в зрительных областях для этих двух задач. Во время решения задачи на категоризацию похожие стимулы ассоциировались со снижением активности в задней затылочной коре, а во время задачи на узнавание — с увеличением активности в этой области. Результаты опытов показывают, что два упомянутых вида памяти связаны с ранними зрительными процессами противоположным образом. Эти данные подтверждают точку зрения о том, что декларативная и недекларативная память существуют относительно независимо.

Предполагается, что обучение и воспроизведение являются связанными процессами. Большое число поведенческих исследований показало, что воспроизведение становится более результативным, если условия обучения сравнимы с ситуацией воспроизведения. Например, хотя для большей части тестов по эпизодической памяти полезен семантический анализ изучаемого материала, при определенных условиях воспроизведения более эффективным может оказаться фонетический анализ. Сходным образом вид подсказок, которые могут быть эффективными на стадии воспроизведения, зависит от степени, в которой ключевая информация перекрывает кодирующую информацию. В дополнение ко всему сильный сдвиг между кодируемыми и воспроизводимыми внутренними и внешними контекстами ухудшает деятельность памяти.

6.4.4. Нейроанатомические корреляты воспроизведения из эпизодической памяти

Какие области мозга вовлекаются в воспроизведение заученной вербальной информации? Предварительные исследования показали, что при воспоминаниях из эпизодической памяти важную функцию выполняют фронтальные области коры. Были получены данные, показывающие, что воспроизведение образов из эпизодической памяти ассоциируется с увеличением тока крови, причем в правом полушарии сильнее, чем в левом. Активность мозга увеличивалась в передних кортикальных областях, когда испытуемые молча вспоминали об эпизодах собственной жизни (воспроизведение из *эпизодической* памяти), и в задних кортикальных областях, когда они также молча вспоминали об исторических событиях (воспроизведение из *семантической* памяти).

Исследователи предполагают, что увеличение активности отражает изменения, которые происходят в широко распределенных нейронных сетях, вовлекающих префронтальные и париетальные кортикальные области. Они обеспечивают осознаваемое воспроизведение предварительно заученных событий. Снижение активности в височных слуховых областях интерпретируется как отражение слухового прайминга (прежнего слухового опыта). То, что изменение тока крови превалирует в кортикальных областях, может означать, что в процессы, связанные с памятью, вовлекается значительно бо́льшая масса мозговой ткани, что объясняется особенностями морфологии этих участков мозга.

6.5. Следовые процессы

Мозг хранит «следы», а «следообразование» развивается на нервных клетках. Исследования видов и механизмов следообразования позволяют значительно глубже понять организацию уровня интегрального явления — памяти.

6.5.1. Электрофизиология и биохимия

Большое внимание обращается на изучение синаптических мембран и их роли в передаче, фиксировании и хранении информации. Мембрана может рассматриваться как *двойной модификатор* в передаче информации. Во-первых, состояние мембраны определяет чувствительность к стимулу. Во-вторых, перестройка мембраны после получения сигнала определяет силу, специфичность и адекватность ответа. Процессы следообразования приводят к изменениям структуры липидного бислоя синаптических мембран и зависят от перехода липидов в новое жидкокристаллическое состояние.

> Мозг хранит «следы», а «следообразование» происходит на нервных клетках.

6.5.2. Локализация следа

То, что нейроны, входящие в нейронные системы, в зависимости от формы обучения демонстрируют различные формы пластичности, естественно. Эта определяемая обстоятельствами изменчивость их реакций отражает динамику взаимодействия элементов, организующих конкретную нейронную систему. Где же происходят изменения?

> В создании следа памяти участвуют синаптические механизмы и эндогенная активность нейронов — пейсмекерные потенциалы.

Широко известны работы, в которых анализируется функция синапса как места пластической перестройки. Роль пресинаптического механизма в пластичности нейронных реакций изучалась на самых разных биологических моделях и животных — на срезах мозга, различных препаратах, культуре нервных клеток. Другой реальный пункт пластических изменений нейронных ответов — это сома клетки и постсинаптическая мембрана. Хемореактивные мембраны и эндонейрональный по генезу пейсмекер могут обеспечить длительные пластические перестройки электрической активности нейронов. Результаты опытов показали, что в создании следа памяти участвуют не только синаптические механизмы (в регуляции эффективности которых принимает участие генетический аппарат нервных клеток), но и эндогенная активность нейронов — пейсмекерные потенциалы (см. 1.2). Это означает, что события, приводящие к созданию энграммы памяти, разворачиваются не только в областях соединения нервных клеток, но и эндонейронально.

6.5.3. Синтез белков и научение

Исследователи давно предполагали наличие глубокой взаимосвязи между процессом научения и синтезом белков. Обнаружены белки, наиболее сильно изменяющиеся в процессе научения. Дальнейшее изучение физико-химических характеристик внутриклеточной локализации и генной экспрессии этих белков будет способствовать выяснению их роли в функционировании метаболического аппарата нервной клетки и пластических перестройках при научении.

Э. Кэндел и его коллеги подробно изучили механизм нейрогенетической регуляции синаптической эффективности. Опыты показали, что слабый стимул формирует след памяти, который сохраняется от нескольких минут до нескольких часов. Механизм такой кратковременной памяти заключается в том, что через ионные каналы в нейронные терминали может входить больше ионов кальция, что приводит к увеличению количества высвобождающегося нейромедиатора и усилению ответа. Более сильные и продолжительные стимулы формируют долговременную память. Эти стимулы увеличивают содержание в клетке цАМФ и активируют протеинкиназу А. Далее посредством протеинкиназы А и других ферментов через фосфорилирование определенных белков (транскрипционных факторов) достигается ядро нервной клетки.

Формирование определенных белков усиливается, в то время как создание других уменьшается. Конечным результатом является не только увеличение синапса, но и долговременное увеличение его эффективности. Кратковременная память требует фосфорилирования уже присутствующих в клетке белков. Долговременная память основывается на экспрессии генов и синтезе новых белков.

Если синтез новых белков предотвращается, то возникает блокада долговременной памяти, но не кратковременной.

Биохимические и фармакологические исследования установили универсальную зависимость памяти от активации генетического аппарата нервных клеток. Большинство долговременных изменений экспрессии генов в клетках млекопитающих происходит за счет регуляции транскрипции. При обучении активация экспрессии генов происходит в ответ на внешние воздействия. В нервных клетках экспрессируются многие из генов, в частности, «непосредственные ранние гены». В свою очередь, продукты этих генов индуцируют экспрессию «поздних» морфорегуляторных генов выступающих ключевыми участниками последующих процессов морфогенеза. Существенно, что основные компоненты и этапы этого молекулярного каскада оказываются общими для научения и развития мозга (см. главы 14 и 20).

> Кратковременная память требует фосфорилирования уже имеющихся в клетке белков. Долговременная память основывается на экспрессии генов и синтезе новых белков.

6.5.4. Ионы кальция (Ca^{++}) и следообразование

Большое значение для понимания тонких биохимических механизмов научения имеют работы по изучению регулирующей роли ионов кальция. Ионы кальция принимают непосредственное участие в формировании определенных пластических реакций нейронов, показана роль ионов кальция в развитии привыкания электровозбудимой мембраны и ассоциативного научения. Кальций осуществляет взаимосвязь между метаболизмом нейрона и его мембраной, являясь метаболически зависимым компонентом клеточной проводимости. Именно кальций оказывается своеобразным посредником между биохимической «кухней» нейрона и электрическими процессами, при помощи которых осуществляется информационный обмен между нейронами.

* * *

В предыдущих разделах этой главы кратко рассмотрены наиболее разработанные концепции памяти. Ни одна из них не может быть названа единственно верной

и не может рассматриваться как концепция, разработка которой завершена. Самая большая проблема заключается не в том, существует ли память кратковременная или долговременная, одна или несколько систем составляют механизм ее действия, доминирует процедурная или декларативная память, а в том, как информация, хранимая в разных системах, интегрируется таким образом, что может воспроизводиться и оказывать влияние на поведение, делая его более гибким, способным перестраиваться в соответствии с ситуацией. При этом ненужная информация не используется, а извлекается только та, что созвучна требованиям обстоятельств. Усилия исследователей в большей мере сфокусированы на решении проблемы хранения по сравнению с воспроизведением по той причине, что нет общепринятых представлений о том, как сохраненные знания используются в поведенческих ответах.

Мозг сохраняет не память, а следы информации, которые используются для создания энграммы.

Исследования механизмов памяти, проводившиеся в течение почти 100 лет, все же позволили прийти к важному выводу, который дает возможность оценить достигнутое под другим углом зрения: *следы хранятся, а память — создается*. Мозг сохраняет не память, а следы информации, которые позже используются для создания энграммы, не всегда правильно отражающей картины прошлого реального опыта. Чтобы выполнить эту процедуру, разные структуры мозга действуют как связующие «узлы» нейронных систем, кодирующих, хранящих и воспроизводящих информацию, используемую для создания памяти. Это не означает, что существуют отдельные нейронные структуры, полностью поддерживающие сохранение каждого вида памяти, — эта память критически зависит от функционирования этих нейронных структур. Современная точка зрения заключается в том, что нет смысла говорить о памяти, связанной с гиппокампом, миндалиной или любой другой конкретной структурой: проблема заключается в том, чтобы понять, *как системы взаимодействуют для осуществления памяти*.

6.6. Следы памяти и электроэнцефалограмма человека

Все, что хранится в памяти человека, т. е. все множество сведений об окружающем мире, множество программ и планов поведения самого человека, его личностные особенности, — все это отражено в записях биопотенциалов головного мозга, известных как электроэнцефалограмма (ЭЭГ; см. главу 2).

Все, что хранится в памяти человека, т. е. все множество сведений об окружающем мире, множество программ и планов поведения самого человека, его личностные особенности, — все это отражено в электроэнцефалограмме.

Ритмы ЭЭГ, т. е. регулярные колебания мембранных потенциалов множества нейронов, функционально связаны с колебаниями интенсивности потоков нейронных импульсов. Образы восприятия и памяти, закодированные активностью центральных нейронов, также соответственно периодически изменяются по своей интенсивности, яркости. Закономерности согласованной периодической активности нейронов, отраженные в ритмах ЭЭГ, определяют фундаментальные особенности психики, в первую очередь свойства памяти.

Расчет показателей памяти по параметрам нейронных процессов первоначально требует определения исходной физической единицы памяти, можно сказать, единицы внутреннего мира человека.

6.6.1. Единицы памяти

Не только окружающий мир, но и внутренний мир человека образован комбинациями из небольшого числа элементов. Если единицами окружающего мира служат атомы, молекулы, а единицами живой материи — гены, клетки, то простейшей физической единицей субъективного мира человека служит пакет (иначе — совокупность, кластер или группа) взаимосвязанных волн нейронной активности, порождаемых нервными клетками.

> Простейшей физической единицей субъективного мира человека служит совокупность взаимосвязанных волн нейронной активности, порождаемых нервными клетками.

О волновой природе единиц памяти впервые заговорил знаменитый английский врач Дэвид Гартли [1967], основоположник психофизиологии. Пакеты нейронных волн генерируются нервными клетками, хотя и расположенными в разных центральных структурах, но взаимосвязанными, объединенными в ансамбли. Часть нейронов каждого такого ансамбля размещена в филогенетически древних структурах, в ретикулярной формации ствола мозга, в промежуточном мозге, в старой коре. Другие нейроны ансамбля размещаются в более дифференцированных колонках новой коры, в первичных проекционных полях и в ассоциативных зонах (см. также 23.1.1).

Первоначально нейроны объединяются в какой-либо ансамбль под влиянием воспринимаемого стимула, сохраняя в паттернах своей активности информацию о породившем их стимуле. Согласованная, периодически повторяющаяся активность нейронов в составе ансамбля необходима для поддержания их собственной жизнедеятельности. Повторяющаяся активность нейронов приводит со временем к структурным изменениям межнейронных связей и поддерживает устойчивость структурных изменений в дальнейшем. Подчеркнем, что изменения проводимости синапсов, т. е. контактов между нейронами, образующих так называемые векторы проводимости, всегда вторичны.

Единичная волна в составе пакета связана с отдельной группой последовательных нейронных импульсов. Обычное число импульсов в группе — не более десяти на отрезке времени не больше десятой доли секунды. В известных опытах Н. П. Бехтеревой обнаружена связь подобных импульсных последовательностей с физическими и смысловыми особенностями воспринимаемых стимулов.

Несколько последовательных волн, порождаемых нейронным ансамблем за один период, в свою очередь образуют пакет, кластер. Волны в пакете различаются своими фазами. Вероятно, первые по порядку волны в пакете возникают сначала в менее дифференцированных древних структурах мозга, а более поздние волны — в более дифференцированных новых структурах.

Периоды колебаний согласованной активности нейронов, объединенных в ансамбли, имеют разную длительность. Образы памяти закодированы разночастотными колебаниями. О составе периодов можно судить по спектрам мощности ЭЭГ (см. главу 2). У человека преобладают периоды длительностью около 0,1 с, известные как альфа-ритм, названные так первооткрывателем Гансом Бергером. В спектре мощности заметен пик амплитуды на этой частоте — F = 10 Гц. Это **кон-**

станта Бергера. Рядом, через интервал около 1 Гц, можно заметить, как правило, еще один пик. Видны также и другие пики в разных диапазонах частот, но обычно в состоянии покоя испытуемого, при закрытых глазах пик в диапазоне альфа-ритма отличается наибольшей высотой, т. е. мощностью. У человека альфа-ритм выражен в наибольшей степени. Устойчивость частоты этого ритма на протяжении многих лет жизни взрослого испытуемого — одна из давно известных нейрофизиологических закономерностей. Испытуемые различаются по частоте доминирующего альфа-ритма примерно так же, как они различаются по росту, в целом в пределах 8–13 Гц, чаще всего — в пределах 9–11 Гц.

Устойчивость частоты альфа-ритма на протяжении многих лет жизни взрослого испытуемого — одна из давно известных нейрофизиологических закономерностей.

Волны с близкими по длительности периодами, образуя на спектре мощности частоты, разделенные провалом около 1 Гц в диапазоне альфа-ритма, создают феномен веретен альфа-ритма, длительностью около 1 с. Веретена представляют собой плавные подъемы и спады амплитуды регулярных колебаний ЭЭГ. В состоянии покоя человека типичная длительность одиночного альфа-веретена равна 1 с. Ступенчатость различий между соседними частотами на спектре мощности, объясняющая феномен альфа-веретен, является примечательной нейрофизиологической закономерностью, впервые установленной М. Н. Ливановым [1989]. Относительная величина ступеньки — $R = 0{,}1$ — равна отношению минимальной разности периодов к их средней величине. Она названа **константой Ливанова**.

6.6.2. Время сличения

Еще И. М. Сеченов утверждал, что операция сличения образов памяти с образами воспринимаемых сигналов — ключ к механизмам деятельности мозга.

В течение отрезка времени, равного длительности T одиночного альфа-веретена ($T = 1/FR$), множество образов, хранимых в памяти, последовательно сличаются со стимулом, и скрытое время ответной реакции человека на стимул составляет определенную часть указанного периода согласованных колебаний нейронной активности. Время, необходимое для выбора действия при разном числе возможных стимулов, вычисляется с учетом усредненной длины веретена альфа-ритма с высокой точностью. Ошибка расчета в среднем менее 5%.

Еще И. М. Сеченов утверждал, что операция сличения образов памяти с образами воспринимаемых сигналов — ключ к механизмам деятельности мозга.

В этом можно убедиться, рассматривая табл. 6.1, в которой приводятся результаты опытов со стимулами в виде разных позиций светового пятна на экране тахистоскопа, разных геометрических фигур, изображений карточных мастей, десятичных цифр и тому подобных стимулов, включенных в список в виде перечня перцептивных альтернатив. Часть стимулов, ровно половина списка, требовала от испытуемого ответных нажатий на одну из клавиш компьютера. Остальные стимулы сопровождались нажатиями другой клавиши, альтернативной. Такова современная методика классической реакции выбора.

Для расчета прогнозируемых величин в табл. 6.1 использовали формулу:

$$t = 250 + TP^{2}/2 \text{ мс},$$

где $T = 1/FR$ — средняя длительность веретена альфа-ритма, $P = 1 - (1 - R)/M$ — вероятность задержанного сличения образа воспринимаемого стимула и его эталона в памяти. Символом M в формуле обозначено число перцептивных альтернатив, ожидаемых испытуемым в ситуации выбора. Это число, характеризующее внимание человека, линейно связано с объективно заданным разнообразием стимулов. Связь раскрывается ниже. Правая часть формулы определяет *быстродействие памяти*. Простой дедуктивный вывод формулы с учетом указанных исходных нейрофизиологических констант $F = 10$ Гц и $R = 0{,}1$, а также производной константы $T = 1/FR$ содержится в работах А. Н. Лебедева и его сотрудников [1985, 1997], так же как и вывод следующей ниже формулы для расчета объема памяти.

Таблица 6.1

Зависимость скрытого времени реакции выбора (t, мс) от числа равновозможных альтернатив

Число альтернатив	По расчету	В опытах	Ошибка измерения
1	255	275	8
2	407	398	17
4	550	535	17
8	643	634	24
10	664	656	21
16	695	693	31

6.6.3. Объем памяти

Объемы долговременной и кратковременной памяти человека с большой точностью вычисляются с учетом относительной разности $R = 0{,}1$ периодов колебаний, образующих усредненное веретено альфа-ритма. Значение константы было вычислено М. Н. Ливановым сначала в опытах на животных, проведенных еще в 1930-х гг. Он объяснил этот феномен явлением захвата близких частот. Позже, в 1940-х гг. Норберт Винер расценил явление захвата частот ЭЭГ как ключ к познанию глубоких механизмов работы мозга.

Число независимых состояний одного волнового пакета, т. е. число разных волн в его составе, равно в среднем $N = (1/R) - 1$. Таково же число пакетов, различающихся моментами своего появления в течение отрезка времени, равного периоду альфа-ритма. Последовательность пакетов составляет единицу памяти. Разнообразие единиц, равное объему долговременной памяти человека, не превышает величины $C = N{**}N$ (двойная звездочка означает возведение в степень). Здесь в основании степени — разнообразие нейронных волн по числу связанных с ними нейронных импульсов, а в показателе — число таких волн в составе волнового пакета. Формула позволяет найти максимальное число (C) всех мыслимых образов, программ, планов поведения, хранимых в долговременной памяти человека. В целом оно не более полумиллиарда единиц.

В каждый текущий момент времени актуализированы не все единицы памяти сразу, а только часть из них, равная объему внимания (M). Чем больше нейронов вовлечено в согласованную активность в составе каких-либо единиц памяти, тем ярче образы, закодированные ими, но меньше общее число (M) образов в сфере сознания и концентрированнее внимание.

Объем кратковременной памяти (H) связан с объемом долговременной памяти (C) и не превышает величины $H = \lg(C)/\lg(M)$, в которой символом M обозначен объем внимания, т. е. число разных элементов долговременной памяти, актуализированных в фокусе сознания при измерении объема памяти. При максимальной концентрации объем внимания (M) сужается, достигая размера алфавита запоминаемых стимулов (A), а при минимальной концентрации, т. е. при рассеянном внимании, объем внимания расширяется, и тогда его размер может достигать значения, равного произведению размера алфавита воспринимаемых стимулов на объем кратковременной памяти (AH). В среднем, округленно, можно принять, что при измерении объема памяти объем внимания равен половине произведения заданного в опыте размера (A) алфавита стимулов на объем (H) кратковременной памяти, т. е. $M = AH/2$. Уравнение памяти становится трансцендентным, и объем кратковременной памяти вычисляется итеративно по двум предыдущим формулам. Для десятичных цифр ($A = 10$) объем кратковременной памяти, рассчитанный в зависимости от концентрации внимания, лежит в пределах от 5 до 9 символов, а для слогов или иероглифов, имеющих намного большее разнообразие, этот объем составляет примерно 2–3 единицы.

Высокая точность прогноза психологических показателей памяти человека и ее быстродействия с учетом всего лишь двух параметров ЭЭГ не означает, разумеется, что все явления в психике человека исчерпывающе объясняются только этими двумя параметрами. Оба параметра информативны, но не единственны.

6.6.4. Отражение личностных особенностей в ЭЭГ

Разные личностные особенности, зафиксированные в долговременной памяти индивида, его интеллект, лидерские качества, уравновешенность, общительность и тому подобноые качества значимо зависят от индивидуальных характеристик ЭЭГ. Электроэнцефалограмма, подобно зеркалу, отражает не только психические процессы, обеспечивающие, например, процедуру выбора, но и личностные особенности, а также состояния человека. В объективной оценке личностных особенностей заинтересовано современное общество, ибо мир становится теснее, взаимосвязаннее, и влияние личности человека на окружающих и на судьбы мира в целом усиливается. Под объективностью здесь понимается оценка по параметрам ЭЭГ, без единого вопроса к испытуемому. Потребность в познании законов внутреннего мира человека, его возможностей, интеллекта, нравственных устоев и устремлений необычайно велика.

Каждый нуждается в самоуважении и одобрении окружающих. О своем внешнем облике мы судим, заглядывая в зеркало. Где найти зеркало для души, для нашего внутреннего облика? Человека влечет к общению, к исповеди, будь то сердечный друг или случайный попутчик, священник или психолог. Однако те, кто оценивает, всегда пристрастны. У кого же спрашивать? Действительно, можно ли разобраться в душе человека, в особенностях его личности так, чтобы твердо, по объективным признакам судить, на что он нацелен, что у него на уме? Это важно,

ибо ключ к пониманию не только малых, локальных, но и мировых событий — в личностных особенностях множества простых людей и особенно лидеров.

Психологи еще до Первой мировой войны придумали тесты, наборы стандартных вопросов для оценки личностных особенностей. Во время Второй мировой войны «тестология» расцвела. А сейчас появились признаки упадка. Тесты ненадежны. К счастью, наш внутренний мир, закодированный в памяти пакетами согласованных между собой волн нейронной активности, особенности нашей личности, как в зеркале, объективно отражаются в электрических потенциалах мозга.

В специальных экспериментах у молодых людей с их согласия были записаны электрические потенциалы мозга. Затем из каждой индивидуальной записи был извлечен ряд численных показателей типа частоты и амплитуды электрических колебаний в разных пунктах, а также фазовых и корреляционных соотношений между волнами активности — всего около трехсот показателей. Вектор из биоэлектрических показателей для каждого испытуемого был сопоставлен с вектором из тринадцати численных психологических показателей, определенных также для каждого из испытуемых по Миннесотскому опроснику. Далее с помощью известных методов множественного регрессионного анализа были выведены диагностические уравнения для расчета психологических показателей по набору предикторов — электрофизиологических параметров. Выяснилось, что для каждого психологического показателя существует свой особый набор из небольшого числа электрофизиологических предикторов. Число уравнений, воссоздающих психологический портрет личности по числу основных шкал этого всемирно известного опросника, невелико. В табл. 6.2 показан пример прогноза некоторых личностных особенностей из этого ряда, который был составлен только по показателям ЭЭГ, без единого вопроса к испытуемому.

Таблица 6.2

Пример оценки ряда показателей (шкал Миннесотского личностного опросника и других) по параметрам электроэнцефалограммы у одного из испытуемых

Параметры	Оценка	Норма	(+/–)	Вероятность, %	Краткое содержание оценки
MUZ'	68,0	77,6	7,9	90	Музыкальная одаренность не выявлена
5MF'	17,0	19,2	1,7	85	По складу характера — мужчина
6PA'	6,0	8,0	1,4	85	Склонен подчиняться
7PT'	29,0	27,5	1,7	80	Чаще напряженный, беспокойный
8SC'	25,0	26,3	1,9	75	Доверчивый, ответственный
4PD'	19,0	20,2	1,8	75	Терпелив, неэгоистичен
ZDO'	99,0	75,4	12,1	65	Преобладают признаки хорошего здоровья
MRK'	103,0	100,1	7,9	65	Способность обучаться в школе высокая
9MA'	21,0	21,8	1,7	65	Добросовестный, скромный

Примечание. Все указанные параметры оценивались по показателям ЭЭГ. Норма — это среднее значение, вычисленное по опроснику для большинства шкал и по оценкам экспертов для некоторых из них. Число испытуемых — от 50 до 500 в разных выборках для разных показателей. Дробь (+/–) указывает на величину стандартного отклонения показателей от среднего значения. В колонке «Вероятность (%)» приводится вероятность безошибочного заключения для каждой оценки, бинарной по определению. Значение вероятности, равное 50%, соответствует случаю равенства вычисленной оценки для конкретного испытуемого ее среднему значению по всей выборке. Никакие вопросы этому испытуемому не задавались. Испытуемый и его близкие согласились с оценками, вычисленными только по ЭЭГ. Такое согласие типично. Разумеется, бывают расхождения, но относительно редко.

Еще один пример. Обычные школьные оценки по ведущим предметам были сопоставлены с параметрами ЭЭГ у многих десятков учеников из разных регионов России. Вот одно из регрессионных уравнений, позволяющих рассчитывать по параметрам ЭЭГ способность школьника к обучению (*MRK*) в условных единицах (норма — 100 единиц):

$$MRK' = 101{,}836 + 0{,}056 \times Z16 - 0{,}062 \times D1A + 0{,}342 \times Z23 - 0{,}223 \times 02A.$$

В этом уравнении приняты следующие обозначения:

- Z16 — относительная мощность колебаний с частотой 16 Гц, усредненная в шести симметричных отведениях биопотенциалов в лобной, центральной и затылочной областях коры больших полушарий;
- D1A — относительная мощность колебаний в полосе частот 1–3 Гц, усредненная в шести симметричных отведениях биопотенциалов в лобной, центральной и затылочной областях;
- Z23 — относительная мощность колебаний с частотой 23 Гц, усредненная в шести симметричных отведениях биопотенциалов в лобной, центральной и затылочной областях; 2А — относительная мощность колебаний в зоне F3 с частотой 2 Гц, в сотых долях к среднему уровню по всему диапазону частот.

Коэффициент корреляции между значениями показателя, вычисленными по электроэнцефалограммам 142 испытуемых, и его значениями, вычисленными по школьным оценкам, равен 0,35. Чем выше значение показателя *MRK'*, тем выше способность к обучению и лучше школьные оценки, что и подтверждает прогноз.

Интеллектуальные возможности, иные способности человека, например музыкальные, его психологический профиль, подобный указанному выше, но более детальный, можно определить объективно, не задав испытуемому ни единого вопроса, причем с достаточной точностью, обеспечивающей возможность практического применения таких оценок, что и делается в настоящее время.

Почему стал возможным расчет психологических особенностей личности по параметрам ЭЭГ? Ганс Бергер первый увидел связь между колебаниями биопотенциалов мозга и психическими процессами. Затем множество исследователей заметили связь между индивидуальными особенностями узоров ЭЭГ и психологическим складом личности. М. Н. Ливанов показал, что согласованность ритмичных колебаний в разных зонах мозга служит основой ассоциаций, в частности условно-рефлекторных связей. Две указанные выше электрофизиологические константы, Бергера и Ливанова, позволили рассчитать не только объемы долговременной и кратковременной памяти человека, скорость и точность принятия решений, вре-

мя поиска сведений в памяти, но и точность субъективных оценок различных качеств воспринимаемых сигналов, закономерности человеческой речи.

Напомним, что первая константа равна типичному значению самого регулярного ритма электроэнцефалограммы человека (F = 10 Гц), а вторая константа — относительной разности (R = 0,1) периодов колебаний, близких по частоте, но не способных к стягиванию в единый ритм, т. е. способных быть независимыми, пригодными к кодированию информации в памяти человека пакетами волн нейронной активности.

Итак, в психологии появились уравнения с нейрофизиологическими константами, широкой сферой приложения и высокой точностью прогноза важных психологических показателей — скорости обработки информации человеком, объемов долговременной и оперативной памяти. Эти психологические уравнения выведены из нейрофизиологических предпосылок с учетом нейрофизиологических констант. Об этом мечтал И. П. Павлов. Таким образом, психология — прежде всего психология памяти — благодаря междисциплинарным системным исследованиям, выполненным за последнюю четверть XX в., превращается в точную дисциплину, в науку со своими собственными законами, константами и расчетами, подобно физике, химии или генетике.

Дополнительная литература

Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности. Л.: Наука, 1971.

Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л.: Наука, 1980.

Гартли Д. Размышления о человеке, его долге и упованиях // Английские материалисты XVIII века. М.: Изд-во АПН СССР, 1967. С. 93–374.

Данилова Н. Н. Психофизиология. М.: Аспект-Пресс, 2002.

Кэндел Э., Хокинс Р. Биологические основы обучения и индивидуальности // В мире науки. 1992. № 11–12. С. 43–51.

Лебедев А. Н. Кодирование информации в памяти когерентными волнами нейронной активности // Психофизиологические закономерности восприятия и памяти / Отв. ред. А. Н. Лебедев. М.: Наука, 1985. С. 6–33.

Лебедев А. Н. Константа М. Н. Ливанова в количественном описании психологических явлений // Психол. журнал. 1997. Т. 18, № 6. С. 96–105.

Ливанов М. Н. Избранные труды. М.: Наука, 1989.

Роуз С. Устройство памяти. От молекул к сознанию. М.: Мир, 1995.

Глава 7
ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ЭМОЦИЙ

7.1. Эмоции: определение, феноменология, измерение

7.1.1. Определение эмоции

Что такое эмоция? Уильям Джемс — автор одной из первых физиологических теорий эмоций — дал своей статье, опубликованной более 100 лет тому назад, весьма выразительное название: «Что такое эмоция?» (W. James, 1884). Однако и через 100 лет после того, как был сформулирован этот вопрос, мы можем прочитать в руководстве «Физиология человека» [1983] следующее признание: «Несмотря на то что каждый из нас знает, что такое эмоция, дать этому состоянию точное научное определение невозможно... В настоящее время не существует единой общепризнанной научной теории эмоций, а также точных данных о том, в каких центрах и каким образом эти эмоции возникают и каков их нервный субстрат». С этим положением руководства можно согласиться и сегодня.

Большинство исследователей рассматривает **эмоцию** как *сложный психофизиологический феномен*, который можно связать с: 1) переживаемым и/или осознаваемым чувством (состоянием) — *феноменология эмоций*; 2) *висцеральными процессами*, сопровождающими эмоции; 3) *выразительными характеристиками эмоций* (экспрессия лица, интонация, жесты и позы).

Понимание сущности всякого психического процесса невозможно без знания мозговых механизмов, поэтому в психофизиологии эмоций необходимо выделить еще один важный аспект — **центральные нейронные механизмы эмоций**. При рассмотрении нейронных механизмов исследователи обращают основное внимание на устройство нейронной сети, связанной с тем или иным психическим процессом, и на функционирование этой сети, которое выражается в электрической активности отдельных нервных клеток. Функционирование нервной сети невозможно без связей между нейронами, которые осуществляются через синапсы, где главную роль выполняют специальные химические соединения — медиаторы (см. главы 1, 6, 14). Медиаторы участвуют в работе всех нервных сетей мозга, включая нейронные сети, связанные с эмоциями. Поэтому в современной психофизиологии эмоций выделяют еще один аспект — **нейрохимические механизмы эмоций**.

«Несмотря на то что каждый из нас знает, что такое эмоция, дать этому состоянию точное научное определение невозможно».
У. Джемс

7.1.2. Феноменология эмоций

При обсуждении феноменологического аспекта понятия «эмоции» необходимо различать *эмоциональное состояние человека* и *эмоциональную черту личности* (эмоциональность). Работы Кэттелла (R. B. Cattell) и Спилбергера (C. D. Spielberger) показали, что, например, состояние «тревожности» характеризуется существенно иначе, чем «тревожность» как черта личности, хотя они и не различаются по качеству (содержанию) переживания. «Эмоциональное состояние» может варьировать в широком диапазоне длительностей (от нескольких секунд до нескольких часов) и интенсивностей. «Эмоциональная черта» является характерологической чертой индивида. Например, такие эмоциональные черты характера, как «вспыльчивость» или «гневливость», относятся к особенности (склонности) индивида часто испытывать в процессе жизнедеятельности определенный комплекс негативных эмоций. В связи с этим К. Изард вводит понятие **эмоционального порога**, который характеризует «скорость» и «частоту» вовлечения индивида в то или иное эмоциональное состояние.

Эмоциональные состояния разделяются на два класса: собственно эмоции и эмоциональные чувства.

Эмоциональные состояния разделяются на два класса: собственно **эмоции** и **эмоциональные чувства**.

Эмоционально окрашенные чувства (голод, жажда, любопытство, любовь, ненависть, привязанность и т. п.) характеризуются жесткой связью с биологической, социальной или культурной (у человека) потребностью и комплексом эмоций, переживаемых в процессе ее формирования и удовлетворения. Например, любопытство может сопровождаться эмоциями страха, тревоги, удивления или удовольствия. Длительность и эмоциональный состав эмоционального чувства определяются процессами формирования и удовлетворения потребностей. В свою очередь, собственно эмоции также делятся на два класса: **врожденные** (или **фундаментальные**, **базисные**) и **приобретенные** в индивидуальном, социальном или культурном опыте.

Основными характеристиками организации эмоций являются: очевидная полярность между некоторыми парами эмоций (например, удивление и отвращение) и градиентная связь между отдельными эмоциями, интенсивность эмоции (например, переход любопытства в изумление).

Разные авторы относят к базисным разные эмоции. Тем не менее можно выделить ряд эмоциональных наименований, которые большинство исследователей считают базисными эмоциями. Перечень наименований этих эмоций несколько различается от автора к автору, но если от лингвистического метода составления списка базисных эмоций перейти к математическому методу и представить «содержимое» этого списка в виде геометрического пространства, то можно увидеть, что все авторы, в сущности, говорят об одной и той же структуре эмоций. Большинство исследователей соглашается с тем, что в структуре эмоций можно выделить две существенные особенности, или характеристики. Первую характеристику можно обозначить как **эмоциональную оппонентность**.

«...Характеристика эмоций, которая входит в их организацию как систему, — очевидная полярность между некоторыми парами эмоций... Радость и печаль, гнев и страх часто рассматриваются как противоположности. Другие возможные полярные эмоции — удивление и отвращение, стыд и презрение» [К. Изард, 1980, с. 39].

Вторая важная и общая характеристика эмоций — **градиентная связь** между отдельными эмоциями. Ч. Дарвин отмечал, что любопытство может постепенно меняться, переходя в удивление, а удивление — «в леденящее изумление». Убедительные аргументы в пользу этого положения приведены в одной из работ (S. S. Tomkins), где показано, что градиент звуковой стимуляции, вызывающей интерес, страх и ужас у ребенка, упорядочен по величине. При этом интенсивность стимула, необходимого для вызова «интереса», наименьшая, а для вызова эмоции «ужаса» — наибольшая.

Возможность описания фундаментальных эмоций как структуры из взаимосвязанных элементов позволяет перейти от качественного описания феноменологии эмоций к количественному математическому анализу путем представления общих характеристик эмоций как геометрических измерений «эмоционального пространства».

7.1.3. Измерение эмоций. Геометрическая модель базисных эмоций

Первое пространственное представление эмоций с учетом их феноменологии предложил В. Вундт (1896), основываясь на идее Г. Спенсера (1890) об эмоциональных измерениях сознания. Вундт определил три эмоциональных измерения по следующим оппонентным характеристикам эмоций — «удовольствие — неудовольствие», «расслабление — напряжение» и «спокойствие — возбуждение». Он организовал эти оппонентные характеристики в виде декартовой системы координат (рис. 7.1).

Последующее развитие идеи представления эмоций точками в некотором «эмоциональном пространстве» связано с работами Вудвортса (R. S. Woodworth, 1938) и Шлоссберга (H. S. Schlossberg, 1941). В экспериментах Шлоссберга испытуемые оценивали эмоциональное выражение лица человека на фотографии по двум девятибалльным шкалам: «удовольствие — неудовольствие» и «принятие — отвержение» («принятие — отталкивание»). Результаты шкалирования были представлены на плоскости, где основные эмоции, выделенные Вудвортсом, образовали круговую траекторию (рис. 7.2). В дальнейшем под влиянием работ о связи эмоций с уровнем активации в системе «сон — бодрствование» Шлоссберг преобразовал эту круговую модель в цилиндрическую, введя третье измерение — «сон — возбуждение».



Рис. 7.1. Трехмерное пространство эмоций, образованное тремя оппонентными характеристиками в виде декартовой системы координат

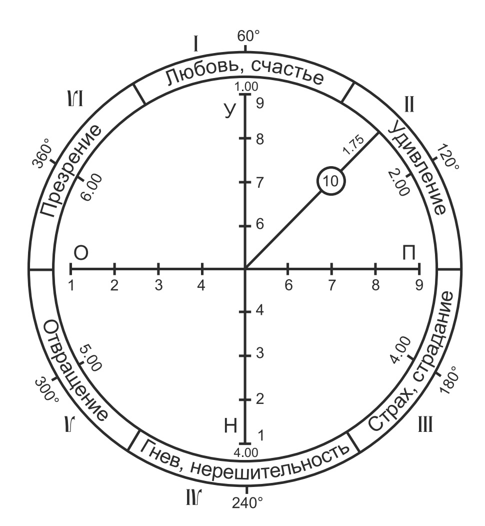


Рис. 7.2. Горизонтальная плоскость трехмерного пространства Вундта, организованная Шлоссбергом в виде круга фундаментальных эмоций, который лежит в основании цилиндрической модели Вудвортса — Шлоссберга

Горизонтальное измерение характеризует систему «принятие—отвержение», вертикальное — систему «удовольствие—неудовольствие», а вертикальное измерение этой модели определяется характеристикой «сон—бодрствование» по Линдсли. Точка пересечения осей координат характеризует состояние пассивного бодрствования в сочетании с эмоцией «спокойствие»

Трехмерной структуры пространства фундаментальных эмоций придерживается большинство современных исследователей, хотя дискуссии по поводу размерности эмоционального пространства и спецификации его измерений продолжаются до настоящего времени. Например, Экман (P. Ekman) обнаружил, что измерения «сон—возбуждение» и «принятие—отталкивание» не являются независимыми, поэтому не могут служить самостоятельными измерениями. В связи с этим предлагается другая модель эмоционального пространства, которая имеет некоторые непринципиальные отличия от модели Шлоссберга (рис. 7.3).

Аналогичные модификации, предложенные другими авторами, можно проиллюстрировать на примере модели Плутчека (R. Plutchik) (рис. 7.4).

Наиболее основательно к вопросу построения пространства эмоций подошел Осгуд (C. E. Osgood). Он определил базисную размерность эмоционального пространства не путем комбинации произвольно выбранных феноменологических характеристик, а с помощью специального статистического метода (метод фак-

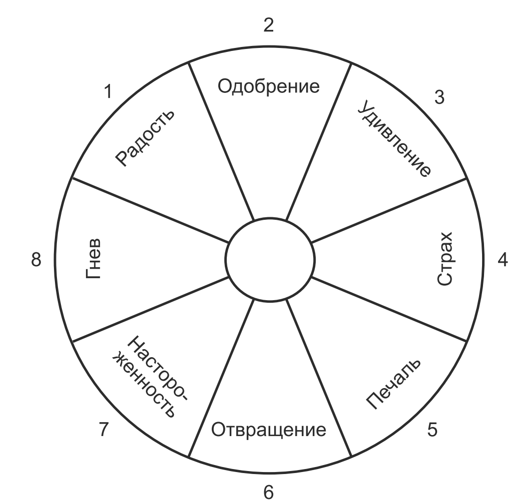


Рис. 7.3. Круговая траектория фундаментальных эмоций, предложенная Экманом. Отличие от модели Шлоссберга только во взаимной перестановке положений эмоций «гнев» и «отвращение»

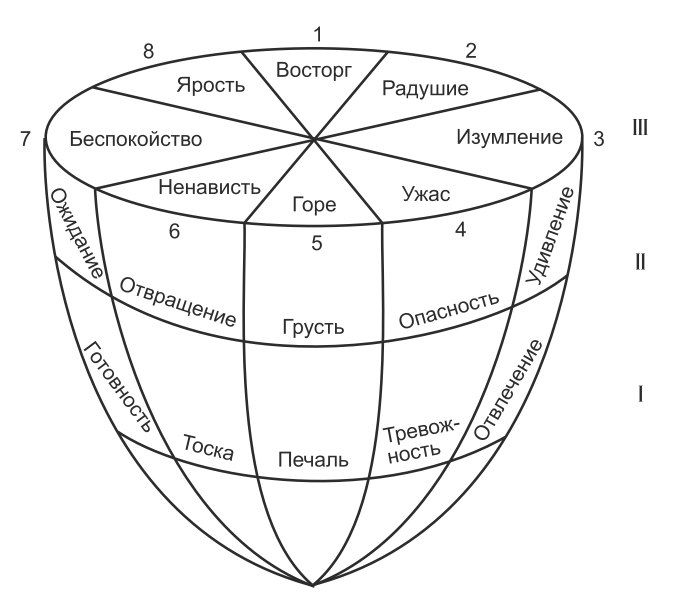


Рис. 7.4. Трехмерная модель Плутчека, в основании которой лежит круговая траектория фундаментальных эмоций

Арабскими цифрами указана круговая последовательность восьми базисных эмоций, аналогично эмоциональному кругу Шлоссберга (рис. 7.2 и 7.3). Римскими цифрами указаны уровни интенсивности этих 8 эмоций (1-III — восторг, 2-III — радушие, 3-III — изумление, 4-III — ужас, 5-III — горе, 6-III — ненависть, 7-III — беспокойство, 8-III — ярость, 3-II — удивление, 3-I — отвлечение и т. д.)

торного анализа). В результате Осгуд получил три измерения, которые он определил как *удовольствие*, *активность* и *контроль* и которые соотносились с его семантическими шкалами «оценка», «активность» и «интенсивность».

Под влиянием работ Осгуда и Экмана исследования структуры эмоционального пространства методами многомерного анализа продолжались, причем связаны они были с использованием двух типов стимуляции — речевых названий эмоций и изображений лиц, выражающих различные эмоции. Данные стимулы используются потому, что непосредственное управление эмоциональным переживанием, как того требует экспериментальный подход, оказывается чрезвычайно сложным. Использование же в качестве стимулов названий эмоций и изображений «эмоциональных лиц» подразумевает, что человек, давая субъективную оценку сигналам, основывается на личном эмоциональном опыте и что эта оценка содержит в себе информацию о реальном эмоциональном переживании. Рассмотрим один из подходов по извлечению этой информации методом многомерного шкалирования, разработанным под руководством Е. Н. Соколова на кафедре психофизиологии МГУ им. М. В. Ломоносова.

В рамках этого подхода проведен цикл исследований восприятия эмоциональных выражений схематического лица, изображенного в виде овала, на котором линиями были изображены брови, глаза, нос и рот (рис. 7.5).

Эмоциональное выражение лица задавалось кривизной рта, которая менялась от нулевого уровня (горизонтальная линия) вверх и вниз с шагом в 14°, и накло-

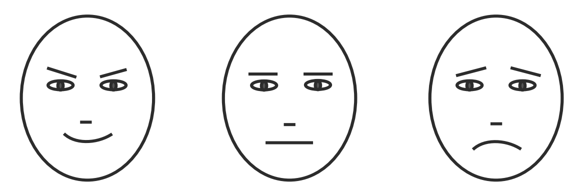


Рис. 7.5. Схематическое изображение лица с разными эмоциональными выражениями, заданными только изменением кривизны линии рта и наклона линии бровей

ном бровей, также меняющимся от нулевого уровня вверх и вниз, но с шагом в 6°. Целью этих работ было построение геометрической модели зрительного различения схематических лиц по показателям двух типов: 1) по амплитудам вызванного потенциала различения, зарегистрированного в коре мозга человека в ответ на мгновенную смену стимулов, и 2) по данным субъективных оценок различий между эмоциональными выражениями этих же схематических лиц. Методом многомерного шкалирования матрицы оценок попарных различий между 25 лицами-стимулами была построена геометрическая модель восприятия эмоциональных выражений схематического лица.

В этой модели схематические лица представлены точками в четырехмерном пространстве так, что расстояния между точками пропорциональны воспринимаемым различиям между эмоциональными выражениями этих лиц. При этом точки-стимулы не заполняют четырехмерное пространство целиком, а располагаются на поверхности гиперсферы (рис. 7.6).

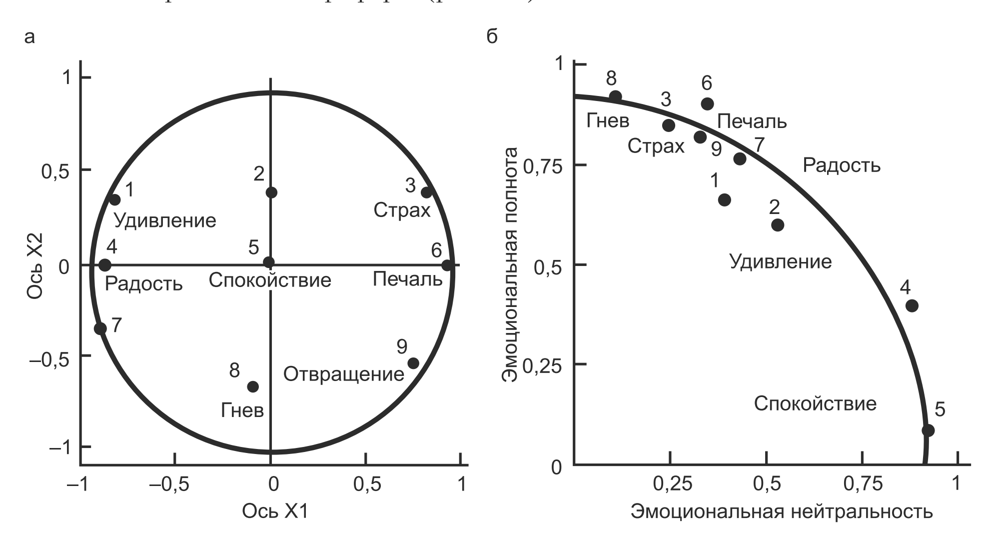


Рис. 7.6. Сферическая модель эмоциональных выражений схематического лица, построенная методом многомерного шкалирования (Измайлов Ч. А., Коршунова С. Г., Соколов Е. Н., 1999)

а) проекция базисных эмоций на плоскость эмоционального тона представляет собой стандартный круг Шлоссберга; б) проекция тех же схематических лиц на другую плоскость эмоционального пространства представляет интенсивность эмоции. Базисные эмоции на этой плоскости также располагаются по кругу

Угловые характеристики векторов сферы соответствуют субъективным характеристикам эмоциональной экспрессии, которые обозначены Е. Н. Соколовым как «эмоциональный тон» (радость, горе, печаль и др.), «интенсивность эмоций» и «эмоциональная насыщенность». Высказывается гипотеза, что четыре декартовы координаты пространства эмоций отражают возбуждения нейронных каналов, кодирующих ориентацию линий рта и бровей.

7.2. Развитие базисных эмоций в раннем онтогенезе

У младенцев, особенно в возрасте до года, невозможно выделить все три известных у взрослых компонента эмоций. Отсутствие речи в младенчестве затрудняет выяснение того, осознает ли ребенок изменения, происходящие в организме (например, изменение сердцебиения). Поэтому детские психологи сосредоточивают усилия на изучении изменений, происходящих в мозге и организме младенца в ситуации, которая бы очевидным образом вызвала известное эмоциональное состояние у взрослого. К примеру, речь может идти о ситуации, связанной с болью (в ходе прививки) или с радостью (при социальном взаимодействии). Исследователи также фиксируют особенности выражения лица младенца в конкретных «эмоциональных условиях». Изменения выражения лица в ответ на эмоционально значимые события универсальны и сопровождаются закономерными изменениями в деятельности мозга и автономной нервной системы. Поэтому некоторые ученые, делая выводы относительно наличия у младенца определенного эмоционального состояния, основываются на физиологических показателях активности центральной и периферической нервной системы.

Первая эмоция, которую можно явно идентифицировать по поведению и мимике ребенка, — это эмоция удовольствия. Улыбка — самое приятное выражение лица младенца. Однако необходимо учитывать, что улыбка новорожденного младенца — это реакция рефлекторного характера и может вызываться простым поглаживанием губ или щек.

К двухмесячному возрасту улыбка возникает в ответ на разнообразные раздражители, но особенно часто — на вид человеческого лица и звуки голоса. В первые два месяца жизни младенец гораздо лучше реагирует на голос матери, чем на высокий мужской голос, а в последующие шесть недель более восприимчив к лицу, чем к голосу. Младенец может улыбаться, увидев, что объект имеет сходство с ранее усвоенной «зрительной схемой». Так, в возрасте 3 месяцев дети обычно улыбаются при виде человеческого лица, схожего с лицами родителей. Трехмесячные младенцы обычно улыбаются, когда взрослый смотрит на них и разговаривает с ними. Примерно в возрасте 4–5 месяцев младенцы начинают смеяться, и чаще всего — при социальном взаимодействии, неожиданном появлении в поле зрения объекта или же во время «игры в щекотки». На протяжении первого года жизни дети часто смеются, когда кто-то вводит их в игровую ситуацию — например, когда мать играет с ними в прятки или щекочет. Но в годовалом возрасте младенцы уже улыбаются и смеются, если сами становятся активными участниками игры.

В исследованиях на взрослых было выделено два вида улыбки: *искренняя* и *неискренняя*. При улыбке первого типа включаются мышцы вокруг глаз, а также во-

круг рта. Только улыбка первого типа сопровождается самоотчетом о состоянии радости. Результаты исследований десятимесячных детей подтверждают правомерность этого разграничения. При искренней улыбке у них чаще наблюдался паттерн мозговой активности, который связывают с положительными эмоциями: в левой лобной доле регистрируется большая активность, чем в правой. И если момент появления первой улыбки и смеха связан с развитием когнитивных процессов у ребенка, то частота улыбок зависит от разнообразных случайных обстоятельств и подкрепляющих событий.

В Израиле изучались особенности улыбок детей, воспитывающихся в разных условиях. Дети, проживавшие в государственных учреждениях (интернаты, детские дома), редко видели своих родителей и получали типичный для подобных условий уход. Младенцы, воспитывавшиеся в кибуцах (израильских сельских общинах), росли в больших домах с воспитателями, однако в первый год жизни о них заботились матери. В третью группу входили дети, которые воспитывались матерями и жили с ними в собственных квартирах).

Анализ частоты улыбок младенцев из этих трех групп при виде незнакомого женского лица показал, что она была максимальна в возрасте около 4 месяцев. Однако в течение следующего года дети из государственных учреждений улыбались все реже и реже, тогда как у детей из семей сохранилась высокая частота улыбок. Данное различие объясняется, вероятно, тем фактом, что дети, воспитывавшиеся в семье, получали социальную (положительную) обратную связь чаще, чем дети, выросшие в казенных учреждениях. Сходство эмоционального развития в первые месяцы жизни у младенцев, воспитывающихся в разных условиях, означает, что первоначально наиболее существенную роль играют факторы созревания нервной системы, и только на более поздних этапах начинает проявляться вклад научения. В первые недели жизни у младенцев наблюдаются разнообразные выражения лица, многие из которых внешне схожи с мимикой взрослых. К. Изард разработал схему кодирования для измерения кратковременных изменений в выражении лица младенца. Используя эту схему, он обнаружил, что: 1) выражения, соответствующие эмоциям «удивления» и «грусти», появляются к 4-му месяцу жизни; 2) выражения «страха» и «гнева» возникают не раньше 5–7-го месяца, а 3) выражения стыда и робости — не ранее 6–8-го месяца. Лицо 8-месячного ребенка уже явно выражает гнев, когда взрослый отбирает у него сладости, которые он хотел съесть. Выражения презрения и вины можно наблюдать у детей не младше 2 лет.

Сходство эмоционального развития в первые месяцы жизни у младенцев, воспитывающихся в разных условиях, означает, что первоначально наиболее существенную роль играют факторы созревания нервной системы, и только на более поздних этапах начинает проявляться вклад научения.

Эмоции, которые вызывает определенная ситуация, могут быть разными в разном возрасте, так как младенец начинает по-разному интерпретировать происходящее. Детей в возрасте от 2 до 19 месяцев снимали на видеопленку в момент, когда им делали болезненную (но необходимую) прививку, и дети обычно начинали плакать. При этом лица младенцев в возрасте от 2 до 8 месяцев выражали сильное эмоциональное напряжение (стресс), что проявлялось в округлении губ и закрытии глаз во время плача. А на лицах 8-месячных детей был «написан» уже гнев, что выражалось положением губ в виде квадрата и открытыми глазами во время плача.

Еще один вид страха, возникающий во второй половине первого года жизни, — страх упасть с высоты. Интенсивность этого страха измеряется по стремлению младенца избегать высоты в экспериментальной ситуации «визуального обрыва», разработанной Элеонор Гибсон с целью изучения восприятия глубины у маленьких детей. Суть методики в следующем. Младенца помещают на узкую дорожку на широкой стеклянной поверхности, прямо под которую подложена ткань в клетку. За пределами дорожки ткань опускают на один-два фута (около полуметра) ниже уровня стекла, создавая с этой стороны видимость глубины (отсюда и название «визуальный обрыв»). Большинство детей в возрасте до 7–8 месяцев, т. е. до момента появления в репертуаре их эмоциональных реакций эмоции тревоги, не боятся «глубокой стороны» стеклянной поверхности. Они перебираются через нее, если с противоположной стороны их зовет мать. Однако после 8 месяцев младенцы, как правило, начинают избегать «обрыва» и плачут, если их посадят на «глубокой стороне». Страх перед мнимой глубиной «визуального обрыва» обусловлен освоением способности к восприятию глубины.

7.3. Психологические и психофизиологические представления о природе эмоций

7.3.1. Эволюционная теория происхождения эмоций Ч. Дарвина

Первые представления о мозговых механизмах эмоций формировались под господствующим влиянием дарвиновской эволюционной теории. Суть дарвиновской позиции, изложенной в книге «Выражение эмоций у человека и животных», состоит в признании того, что способность к выражению чувств приобреталась постепенно, а проявления эмоций, например, когда от ужаса «волосы встают дыбом» или когда в ярости оскаливаются зубы, по словам Дарвина, можно понять, лишь предположив, что когда-то человек находился на гораздо более низкой ступени развития и был недалек от животных. Если признать, что строение организма и привычки всех животных развивались постепенно, то вопрос о выражении чувств по Дарвину предстанет в новом свете. Представления Ч. Дарвина о «животном» происхождении лицевой мимики человека базировались на сравнительном изучении выражения эмоций у человека и домашних животных и хорошо дополняли его эволюционную теорию происхождения человека.

> «Проявления эмоций, — писал Ч. Дарвин, — например, когда от ужаса "волосы встают дыбом" или когда в ярости оскаливаются зубы, можно понять, лишь предположив, что когда-то человек находился на гораздо более низкой ступени развития и был недалек от животных».

Согласно эволюционной теории, мозг развивается в филогенезе путем последовательного развития передних отделов. Каждый новый этап в формировании этих отделов сопровождается выработкой все более сложного поведения и одновременно создает необходимость в регуляции деятельности более каудальных и примитивных отделов и, соответственно, более примитивного эмоционального поведения, которым они управляют. Как полагают, распад этой иерархии выявляется при заболеваниях или повреждениях головного мозга у человека и при

повреждениях или перегрузке нервной системы у экспериментальных животных. Следы этой иерархии можно видеть также в онтогенетическом развитии эмоций.

Есть ли эмоции у беспозвоночных? Ч. Дарвин пытался распространить свою эволюционную теорию не только на эмоции человека. Он предложил выделять аналоги эмоциональных состояний и у низших животных — вплоть до беспозвоночных. На его взгляд, «даже насекомые своим стрекотанием могут выражать ярость, ужас, ревность и любовь». По данным современной нейробиологии, «пение» насекомых (сверчки, кузнечики, цикады) включает особые звуки, которые, видимо, регулируют общение и передают сигналы «призыва», «враждебности» и «ухаживания». По-видимому, аналогичную сигнальную функцию в общении выполняют и «фигуры (позы) демонстрационного поведения» у членистоногих и низших позвоночных. У этих животных твердый наружный хитиновый покров (например, у жука-геркулеса) или отсутствие лицевой мускулатуры (например, у лягушек) затрудняют выражение «эмоциональных состояний» с помощью мышц. Однако во всех этих случаях остается открытым вопрос о том, сопровождаются ли такие «побудительные сигналы общения» (звуки; позы) возникновением эмоций у особей, которые их генерируют или воспринимают.

> Дарвин предложил выделять аналоги эмоциональных состояний и у низших животных — вплоть до беспозвоночных. На его взгляд, «даже насекомые своим стрекотанием могут выражать ярость, ужас, ревность и любовь».

Косвенным свидетельством отсутствия эмоций у беспозвоночных является слабое развитие у них вегетативной нервной системы, которая играет большую роль в выражении эмоций у млекопитающих. Видимо, этим может объясняться тот факт, что половое возбуждение и копуляция у осьминога не сопровождаются изменениями сердечного ритма. По-видимому, решающим для возникновения эмоций в эволюции является взаимодействие двух следующих факторов:

- появление развитой системы иннервации внутренних органов (вегетативной нервной системы);
- формирование системы мышц лица и конечностей, способных наглядно и дифференцированно выражать различные эмоциональные состояния.

В соответствии с такой наиболее распространенной в настоящее время точкой зрения способностью воспринимать, переживать и выражать эмоции обладают только позвоночные.

7.3.2. Соматическая теория эмоций (теория Джемса–Ланге)

Первоначальные попытки исследователей проанализировать феномен переживаемой эмоции с точки зрения его спецификации (например, идентичности одной и той же эмоции у разных людей или полного описания переживаемого чувства) выявили непреодолимые трудности на этом пути. Главной причиной этих трудностей была невозможность контролировать эмоцию извне, с помощью каких-либо воздействий на испытуемого, так, как это обычно делается, например, в экспериментальных исследованиях ощущений. Однако исследователи обратили внимание на то, что эмоциональное переживание всегда сопровождается определенными соматическими процессами. Например, ребенок плачет, когда ему больно или

неприятно. Человек краснеет или бледнеет, когда смущается или волнуется. Американский психолог Уильям Джемс и русский ученый Карл Ланге предложили рассматривать именно эти соматические реакции в качестве причины возникновения эмоций.

Соматические реакции возникают во время функционирования когнитивных систем — восприятия, памяти, мышления, и акты осознания человеком этих соматических реакций субъективно переживаются как эмоции. Таким образом, мы убегаем от опасного животного не потому, что испугались, а потому, что восприняли информацию, поняли опасность, и центральная нервная система дает команду к бегству. А чтобы обеспечить необходимые двигательные системы энергией, усиливают свою работу все висцеральные механизмы — активизируется кровеносная система, учащается дыхание, железы внутренней секреции выбрасывают в кровь адреналин и т. д. И этот висцеральный процесс переживается организмом как эмоция. То есть мы чувствуем испуг, потому что убегаем, а не наоборот. Теория Джемса–Ланге привлекла исследователей своей парадоксальностью, но вскоре подверглась критике. Главным критическим аргументом было явное расхождение между слишком малой скоростью протекания и изменения висцеральных процессов по сравнению со скоростью изменения эмоций. Однако важным достижением этой теории является то, что исследователи обратили особое внимание на висцеральные процессы.

Согласно теории Джемса–Ланге мы чувствуем испуг, потому что убегаем, а не наоборот.

Психоаналитическая концепция Фрейда решающую роль в понимании природы эмоций отводит механизму аффекта.

7.3.3. Психоаналитическая концепция

Психоаналитическая концепция З. Фрейда решающую роль в понимании природы эмоций отводит механизму аффекта, хотя само понятие аффекта и у Фрейда, и у его последователей, развивающих психоаналитическую концепцию личности, имеет многозначное толкование. К. Изард, резюмируя психоаналитическую литературу, указывает на три стороны аффектов: 1) «заряд аффекта» — как энергетический компонент инстинктивного влечения; 2) процесс «разрядки», чувственные компоненты которого рассматриваются как выражение эмоции; и 3) восприятие окончательной «разрядки» (ощущение или переживание эмоции).

7.3.4. Адаптационная теория

Адаптационная теория эмоций обращает основное внимание на приспособительную роль, которую эмоции играют в процессе выживания организма на всех уровнях эволюции. Р. Плутчек предложил рассматривать базисные эмоции как комплексные реакции организма, соответствующие базисным адаптивным процессам, направленным на согласование активности организма со средой. В табл. 7.1 приводится перечень таких адаптивных процессов и соответствующих им базисных эмоций.

Та или иная базисная эмоция запускается внешним стимулом и быстро проходит, но на основе нескольких базисных эмоций формируются комплексы вторичных

Адаптационная теория эмоций обращает основное внимание на приспособительную роль, которую эмоции играют в процессе выживания организма на всех уровнях эволюции.

эмоций, которые содержат в себе ту или иную комбинацию базисных эмоций, — точно так же сложный цвет образуется путем комбинации базисных цветов.

Таблица 7.1

№	Адаптивный процесс	Эмоция
1	Приятие, соединение со средой: поглощение пищи, воды, кислорода	Удовольствие, приятие
2	Неприятие, отторжение среды: процессы выделения, рвота, кашель	Отвращение
3	Разрушение — устранение препятствий на пути удовлетворения потребностей	Гнев
4	Оборонительная реакция — ответ на боль или угрозу	Страх
5	Ориентировочная реакция — ответ на незнакомое воздействие	Испуг
6	Размножение и воспроизведение, сексуальные процессы, уход за потомством	Радость
7	Потеря, лишение — ответ на неуспех процессов размножения или воспроизведения	Горе, печаль
8	Ориентировочная деятельность — процесс поиска новых стимулов в среде	Удивление, любопытство

7.3.5. Потребностно-информационная теория

Потребностно-информационная теория П. В. Симонова исходит из положения, что эмоции высших животных и человека определяются какой-либо актуальной потребностью и оценкой вероятности (возможности) ее удовлетворения на основе фило- и онтогенетического опыта. Эту оценку субъект производит непроизвольно и зачастую неосознанно сопоставляет информацию о средствах и времени, предположительно необходимых для удовлетворения потребности, с информацией, которой он располагает в данный момент. Низкая вероятность достижения цели ведет к отрицательным эмоциям (страх, тревога, гнев, горе и т. п.), активно минимизируемым субъектом. Увеличение вероятности того, что потребность будет удовлетворена (по сравнению с ранее имевшимся прогнозом), порождает положительные эмоции удовольствия, радости и торжества, которые субъект стремится максимизировать, т. е. усилить, продлить, повторить.

В наиболее общей форме правило возникновения эмоций может быть представлено в виде следующей структурной формулы:

$$Э = f[-П(Ин - Ис)],$$

где Э — эмоция, ее сила, качество и знак; П — сила и качество актуальной потребности в самом широком смысле слова (для человека это не только витальные потребности типа голода и жажды, но в равной мере многообразные социальные и культурные потребности вплоть до самых сложных и возвышенных); Ин — информация о средствах и времени, прогностически необходимых для удовлетворе-

ния потребности; Ис — информация о средствах и времени, которыми субъект располагает в данный момент; (Ин – Ис) — оценка вероятности удовлетворения потребности на основе филогенетического и ранее приобретенного индивидуального опыта. Термин «информация» здесь употребляется в смысле ее прагматического значения, которое определяется изменением вероятности достижения цели.

Согласно потребностно-информационной теории П. В. Симонова, низкая вероятность достижения цели ведет к отрицательным эмоциям. Увеличение вероятности того, что потребность будет удовлетворена (по сравнению с ранее имевшимся прогнозом), порождает положительные эмоции удовольствия.

Опыты П. В. Симонова и его коллег в чисто психологическом варианте воспроизвели другие исследователи (D. Price, J. Barrell), предложив испытуемым мысленно представить себе какое-либо эмоционально окрашенное событие и затем отметить на специальных шкалах силу своего желания, предполагаемую вероятность достижения цели и степень эмоционального переживания. Количественная обработка полученных данных подтвердила существование зависимости, названной «общим законом человеческих эмоций».

Влияние эмоций на поведение определяется отношением животного к своему эмоциональному состоянию, которое подчинено принципу максимизации *положительных эмоций* и минимизации *отрицательных*. Этот принцип реализуется через влияние мотивационно-эмоциональных структур гипоталамуса на информационные (когнитивные) и организующие движение отделы новой коры, о чем свидетельствует анализ пространственной синхронизации электрической активности мозговых структур при самостимуляции крыс слабым постоянным током. Вся совокупность имеющихся в настоящее время данных свидетельствует о том, что гипоталамус является ключевой структурой для реализации наиболее древней **подкрепляющей функции эмоций**, для решения универсальной поведенческой задачи максимизации-минимизации возникшего эмоционального состояния: приближения или избегания. Ведь именно получение желательных, эмоционально положительных стимулов или устранение нежелательных, эмоционально отрицательных, а не удовлетворение какой-либо потребности служит непосредственным подкреплением при обучении. У крыс невозможно выработать инструментальный условный рефлекс при введении пищи через канюлю в желудок (т. е. минуя вкусовые рецепторы), хотя такой рефлекс вырабатывается при введении в желудок морфина, который очень быстро вызывает у животного положительное эмоциональное состояние. Тот же морфин из-за своего горького вкуса перестает быть подкреплением, если его вводить через рот.

В отличие от гипоталамуса сохранность второго «мотивационного» мозгового образования — миндалины — не обязательна для формирования сравнительно простых форм временных связей. Сохранность миндалины наиболее существенна в том случае, когда возникает конкуренция между сосуществующими мотивациями и становится необходимым выбор доминирующей потребности, подлежащей удовлетворению в данный момент. Иными словами, миндалина играет решающую роль в осуществлении **переключающей поведение функции эмоций**, т. е. в выборе мотивации, которая соответствует не только той или иной потребности, но и внешним условиям ее удовлетворения в данной ситуации и в данный момент. Судя по новейшим данным, полученным с помощью позитронно-эмиссионной то-

мографии (см. главу 2), миндалина реализует свою переключающую функцию через хвостатое ядро. Миндалина вовлекается в процесс организации поведения на сравнительно поздних его этапах, когда актуализированные потребности уже сопоставлены с перспективой их удовлетворения и трансформированы в соответствующие эмоции.

Что касается прогнозирования вероятности удовлетворения потребности (вероятности подкрепления), оно реализуется «информационными» структурами мозга — гиппокампом и фронтальными отделами новой коры. Способность гиппокампа реагировать на сигналы маловероятных событий позволяет рассматривать его как ключевую структуру для реализации **компенсаторной (замещающей недостаток информации) функции эмоций**. Эта функция проявляется не только в гипермобилизации вегетативных сдвигов (учащение сердцебиений, подъем кровяного давления, выброс в кровяное русло гормонов и т. п.), как правило, превышающих реальные нужды организма. Возникновение эмоционального напряжения сопровождается переходом к иным, чем в спокойном состоянии, формам поведения, механизмам оценки внешних сигналов и реагирования на них в соответствии с принципом доминанты А. А. Ухтомского. Неслучайно ученик И. П. Павлова психиатр В. П. Осипов назвал «эмоциональной» первую стадию выработки условного рефлекса — стадию генерализации, которая по своим поведенческим, электрофизиологическим и нейроанатомическим характеристикам совпадает с проявлениями доминанты А. А. Ухтомского. Эмоционально возбужденный мозг реагирует на широкий круг предположительно значимых сигналов, истинное значение которых — соответствие или несоответствие реальной действительности — выясняется лишь позднее по мере стабилизации условного рефлекса. Вторая «информационная» структура мозга — фронтальная новая кора — ориентирует поведение на сигналы высоковероятных событий.

Интенсивность эмоционального напряжения безотносительно к его знаку связывают с активностью теменновисочных отделов правого полушария. Именно от нее зависит выход эмоционального напряжения на вегетативные функции, проявляясь в сдвигах кожногальванического рефлекса, частоте сердечных сокращений, кровяном давления, секреции кортизона и т. п. Важная роль височной коры правого полушария в осуществлении эмоциональных реакций обнаружена и у животных. Что касается знака эмоций (положительного или отрицательного), то, по мнению Дэвидсона (R. J. Davidson) и Геллер (W. Heller), он зависит от соотношения активности левой фронтальной коры (ЛФК) и правой фронтальной коры (ПФК). Это правило Геллер представила в виде двух неравенств:

ЛФК > ПФК — положительные эмоции;
ПФК > ЛФК — отрицательные эмоции.

При подаче субъекту неосознаваемых (невербализуемых) стимулов правое полушарие более чувствительно к эмоционально отрицательным, а левое — к эмоционально положительным.

В упомянутых работах остался без ответа вопрос о том, чем определяется специфика левой и правой фронтальной коры в генезе положительных и отрицательных эмоций? Было бы упрощением предполагать, что в этих двух мозговых образованиях непосредственно локализованы «центры» соответствующих эмоций. Согласно потребностно-информационной теории эмоций, положительная эмо-

ция возникает, когда имеющаяся информация превышает прогностически необходимую, а отрицательная — когда необходимая больше имеющейся. Если сопоставить эти неравенства с неравенствами В. Геллер, приведенными ранее, то можно сделать вывод о преимущественной связи ПФК с прагматической информацией, необходимой для удовлетворения потребности, т. е. приобретенной ранее и хранящейся в памяти, а ЛФК — с информацией, имеющейся в данный момент, которая поступила недавно.

Это предположение подтверждается данными, полученными в ряде экспериментов. Судя по электрической активности мозга, на первом этапе выработки классического условного рефлекса у собак преобладает левое полушарие, а по мере его закрепления — правое. Аналогичные данные получены и у человека с помощью позитронно-эмиссионной томографии.

Исключительно велика **коммуникативная функция эмоций** — порождение и восприятие выражения эмоций в мимике, голосе, физических характеристиках речи. По мнению ряда исследователей, около 90% эмоционального общения происходит на неречевом (несемантическом) уровне. При восприятии речи независимо от ее содержания мы можем судить об эмоциональном состоянии партнера (например, об аффектах тоски или тревоги) по таким показателям, как средняя длительность чистой речи, продолжительность пауз, отношение времени пауз к общему времени высказывания и скорость артикуляции. Подчеркнем, что оценка эмоционального состояния партнера по его мимике имеет собственный мозговой механизм, отличный от механизма идентификации партнера. Так, двустороннее повреждение височной коры нарушает узнавание знакомого лица, а одностороннего повреждения правой височной области достаточно для нарушения распознавания эмоциональной экспрессии. Двустороннее повреждение миндалин, напротив, препятствует распознаванию мимики страха, не влияя на идентификацию знакомых и незнакомых лиц, а также интонационных признаков страха и гнева.

В процессах порождения и восприятия эмоциональной мимики мы вновь встречаемся с функциональной асимметрией мозга. Эмоциональное состояние субъекта сильнее отражается на мимике левой половины лица, что свидетельствует о преобладающей активности правого полушария. Аналогичные данные получены и в опытах на макаках, что указывает на общность обнаруженной закономерности для всех приматов. Правое полушарие (его центральная височная область) преобладает и при восприятии эмоциональной мимики. Правда, тщательно выполненное исследование обнаруживает достаточно сложную и динамичную картину взаимодействия полушарий при опознании эмоциональной лицевой экспрессии. При правильном опознании выражений радости, печали или эмоционально нейтральных лиц последовательно активируются фронтальная кора правого полушария, а затем — фронтальная кора левого. При ошибочных опознаниях активация левого полушария опережает активацию правого.

7.3.6. Теория оппонентной организации механизмов эмоций (теория «приближения–избегания» (approach–avoidance)

Сформировавшаяся в процессе эволюции способность живых организмов (включая одноклеточные) адаптироваться к изменениям окружающей среды во многом связана со способностью классифицировать объекты (и их ключевые признаки)

на «полезные для выживания» (позитивные) и «вредоносные», угрожающие жизни (негативные). Первые вызывают «реакцию приближения» (*approach behavior*), сопровождающуюся положительными эмоциями, а вторые — оборонительную реакцию избегания (удаления) или нападения (*avoidance behavior*), сопровождающуюся отрицательными («болезненными») эмоциями. С этой точки зрения основная функция эмоций в эволюции — это функция подкрепления приобретаемого опыта: максимизации положительного подкрепления — в случае полезной для выживания информации и минимизации отрицательного подкрепления — в случае, когда новый опыт связан с угрозой для жизни. Таким образом, научение и память базируются на чувствах и эмоциях, выполняющих функцию «кнута и пряника». Наглядная иллюстрация подкрепляющей функции эмоций — это обучение ребенка путем поощрения и наказания (см. также описание «подкрепляющей функции» эмоций в структуре изложенной выше потребностно-информационной теории П. В. Симонова).

С точки зрения теории «приближения — избегания» основная функция эмоций в эволюции — это функция подкрепления приобретаемого опыта: максимизации положительного подкрепления в случае полезной для выживания информации и минимизации отрицательного подкрепления — в случае, когда новый опыт связан с угрозой для жизни.

Такая эволюционно закрепленная тесная связь эмоций и памяти проявляется в том, что эмоции «автоматически» вызывают в нашей памяти те или иные события. И наоборот, воспоминания могут сопровождаться яркими эмоциональными переживаниями.

Имеется множество экспериментальных свидетельств тому, что подкрепляющая функция эмоций реализуется специальными структурами мозга. Так, электрическая стимуляция червя мозжечка обезьяны усиливает активность в области прозрачной перегородки — элемента *системы положительного подкрепления* в мозге (см. далее). При этом тормозится активность в гиппокампе — элементе *системы избегания*. Это свидетельствует о функциональной оппонентности в работе двух систем — подкрепления и наказания, напоминающей оппонентность во взаимодействии сигналов о цвете в системе цветооппонентных нейронов зрительной системы. Результаты опытов по электрической стимуляции хорошо согласуются с данными применения психотропных и нейроактивных веществ, избирательно воздействующих на ту или иную систему подкрепления. Например, инъекция ацетилхолина в область септума вызывает ощущения «удовольствия».

В настоящее время **система положительного подкрепления** (удовольствия) представляется следующим образом. Она влючает *ядра септума, глубокие слои мозжечка и дорсолатеральные области миндалины*. Из наблюдений над бодрствующими пациентами, принимающими в лечебных целях марихуану, кокаин или димедрол, следует, что прием этих препаратов сопровождается яркими положительными эмоциями и коррелирует с активацией указанных выше элементов системы положительного подкрепления.

Прямая электрическая стимуляция ростральной части септума всегда сопровождалась появлением у больного приятных ощущений (эйфории). К аналогичному результату приводила химическая стимуляция этой области путем инъекции ацетилхолина. Параллельно наблюдалось торможение в гиппокампе (элементе системы избегания).

Не исключено, что биполярная (оппонентная) система эмоционального подкрепления имеется и у беспозвоночных животных.

Аналогичным образом (хирургия; электрическая и химическая стимуляция) показано, что **система отрицательного подкрепления** (наказания) включает *гиппокамп, медиальные ядра миндалины, ядра глубоких слоев мозжечка (в области палеоцеребеллума), области покрышки среднего мозга и поясную кору.* Не исключено, что такая биполярная (оппонентная) система эмоционального подкрепления имеется и у беспозвоночных животных. Об этом свидетельствуют экспериментальные данные, подтверждающие наличие в ганглионарной системе моллюска двух локусов, избирательно активирующихся при «положительном» («центр поощрения») и «отрицательном» («центр наказания») подкреплении.

7.4. Вегетативная (автономная, висцеральная) нервная система: строение, функции и место в системе механизмов эмоций

Нервную систему принято делить на **центральную (ЦНС)** и **периферическую**, а также (уже по другому основанию) — на **соматическую** и **вегетативную (ВНС)** (см. главу 1). Основная витальная функция ВНС — это поддержание постоянства внутренней среды и приспособление ее к постоянно изменяющимся условиям среды (работа, прием пищи, оборона и т. п.). ВНС связана также с регуляцией деятельности органов и систем, прямо не участвующих в поддержании гомеостаза (половая система, внутриглазные мышцы) (см. также главу 23).

7.4.1. Анатомия ВНС

По чисто анатомическим критериям в ВНС выделяют три отдела: **симпатический**, **парасимпатический** и **энтеральный** (внутрикишечная нервная система). Наибольший интерес для психофизиологии представляют симпатический и парасимпатический отделы.

Центр парасимпатического отдела ВНС расположен в стволе мозга и в крестцовых сегментах спинного мозга (краниосакральная система), а центр симпатического отдела — в грудных и верхних поясничных сегментах спинного мозга (торако-люмбальная система). Парасимпатический отдел ВНС управляет вегетативными процессами повседневной жизни — в пищеварительной и выделительной системах, в системе воспроизводства (рис. 7.7). Парасимпатика поддерживает нормальный сердечный ритм, перистальтику желудка и кишечника, функционирование пищеварительных желез. Симпатический отдел ВНС выполняет активирующую функцию (рис. 7.7). Он включается в моменты напряжения для мобилизации специальных ресурсов организма, обеспечивая готовность к дополнительным активным действиям. Это происходит в момент возникновения опасности, угрожающей ситуации и т. п. ВНС организма реагирует на угрозу комплексом оборонительных реакций в виде учащения дыхания, сердцебиения, активации потовых желез в коже. Все эти реакции обеспечиваются симпатическим отделом ВНС.

Центральные механизмы ВНС (особенно на уровне ствола и полушарий головного мозга) тесно связаны с механизмами соматосенсорной системы, но периферические нервные центры ВНС совершенно обособлены. **Периферический отдел** ВНС

представляет собой цепочку из двух типов нейронов (рис. 7.8). Это *постганглионарные* нейроны, тела которых находятся в вегетативных ганглиях, а аксоны направлены непосредственно к исполнительным органам (отсюда и название — постганглионарные), и *преганглионарные* нейроны, тела которых находятся в боковых

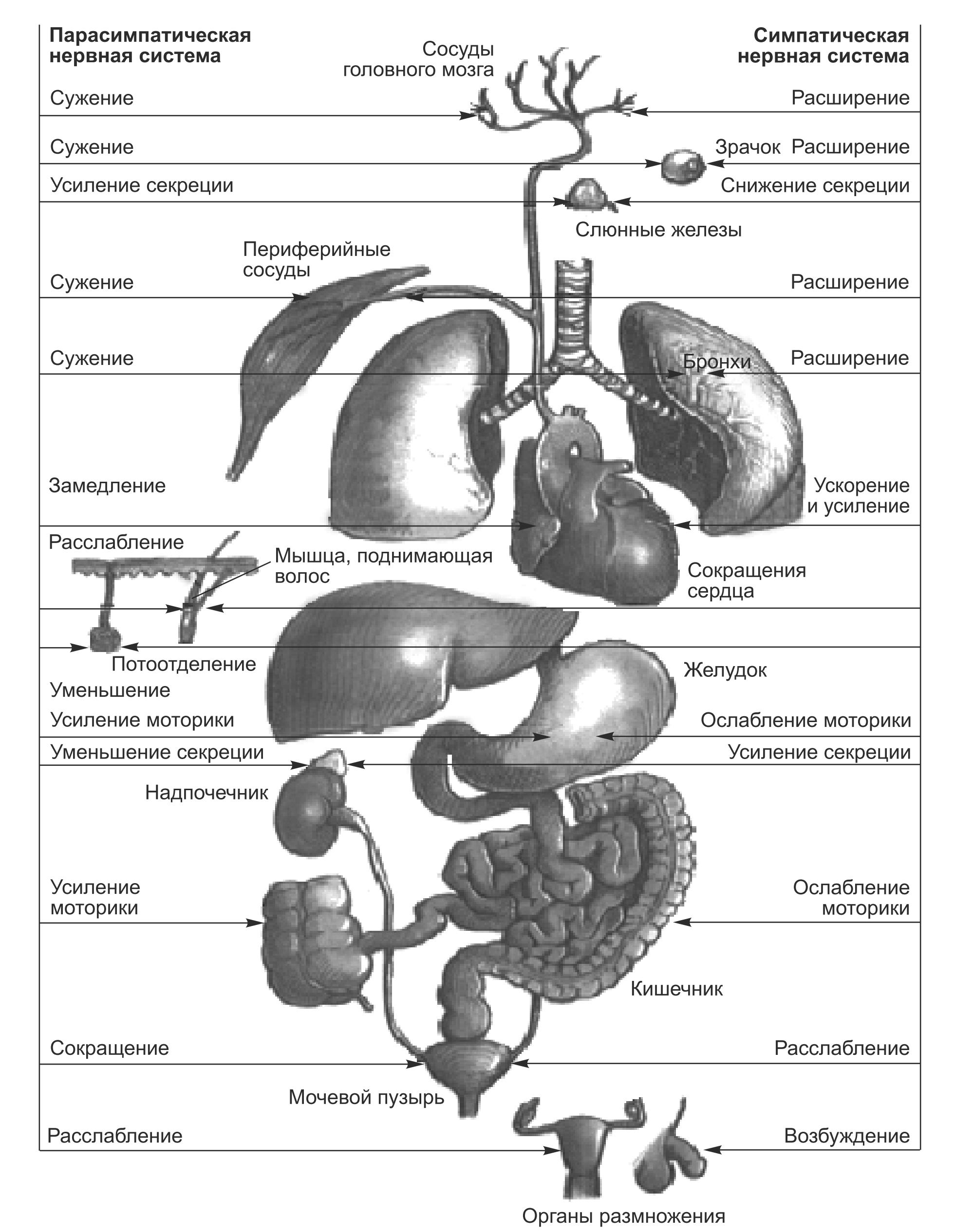


Рис. 7.7. Симпатический и парасимпатический отделы вегетативной нервной системы человека

рогах спинного мозга и в стволе мозга, а аксоны этих нейронов идут к вегетативным ганглиям, связывая преганглионарные нейроны с постганглионарными.

Вегетативные ганглии парасимпатического отдела ВНС располагаются вблизи или в самих эффекторных органах, поэтому аксоны преганглионарных нейронов парасимпатической системы имеют значительную длину. Преганглионарные волокна, направленные к эффекторным органам головы (к железам и гладким мышцам глаза) входят в состав трех пар черепно-мозговых нервов — III (глазодвигательного), VII (лицевого) и IX (языкоглоточного). К органам грудной и брюшной полости преганглионарные парасимпатические волокна идут в составе X пары (блуждающих нервов), а волокна преганглионарных нейронов крестцового отдела направляются к парасимпатическому ганглию тазовых органов. Кроме вегетативного ганглия в полости таза, парасимпатические ганглии расположены лишь в области головы, а все остальные постганглиозные клетки парасимпатической системы расположены в толще органов сердца, легких, кишечно-желудочного тракта, образуя там так называемые *интрамуральные ганглии*.

В отличие от парасимпатического отдела вегетативные ганглии симпатического отдела ВНС располагаются вблизи позвоночника. Аксоны преганглионарных нейронов симпатического отдела ВНС, которые находятся в боковых рогах грудного и поясничного отделов спинного мозга, входят в состав передних корешков и оканчиваются в парных *паравертебральных* или непарных *превертебральных* ганглиях (рис. 7.8). Паравертебральные ганглии симпатического отдела ВНС соединяются в виде цепочек, расположенных по обе стороны спинного мозга (симпатические стволы) от основания черепа до крестца. От симпатических стволов

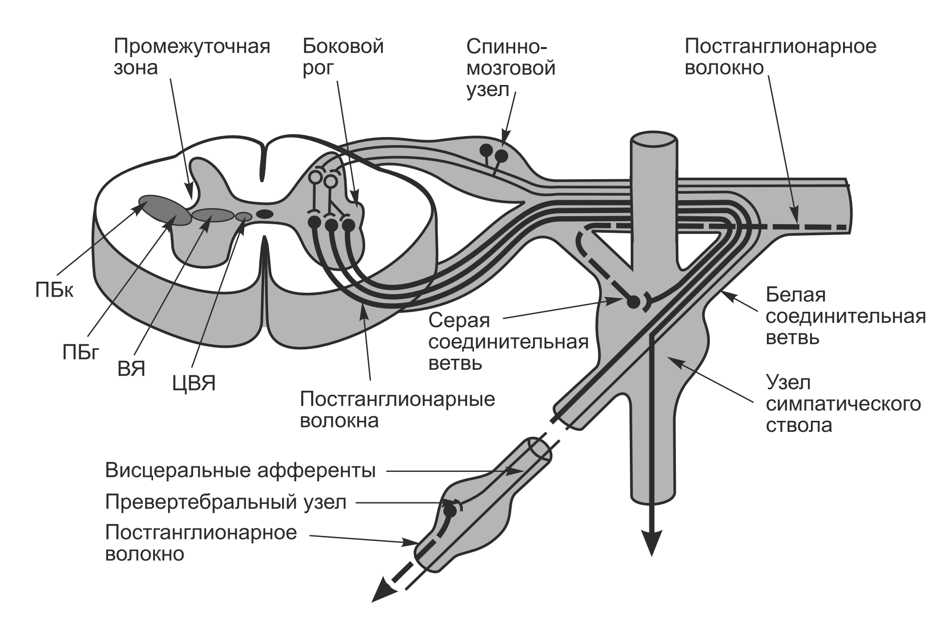


Рис. 7.8. Строение спинальной вегетативной рефлекторной дуги

Слева — ядра промежуточной зоны, в которых располагаются преганглионарные симпатические нейроны: ПБк и ПБг, соответственно, канатиковая и главная части промежуточно-бокового ядра; ВЯ — вставочное ядро; ЦВЯ — центральное вегетативное ядро [Р. Шмидт, Г. Тевс, 1996]

отходят тонкие немиелинизированные волокна, которые направляются к периферическим органам. Постганглионарные нейроны симпатического отдела ВНС имеют длинные волокна, поскольку большинство превертебральных (чревный ганглий, верхний и нижний брыжеечные ганглии) и паравертебральных ганглиев удалено от иннервируемых ими органов. Исключение составляют лишь небольшие симпатические ганглии, расположенные вблизи половых органов: аксоны постганглионарных клеток здесь короткие, как и аксоны постганглионарных клеток парасимпатического интрамурального ганглия.

7.4.2. Нейрохимия ВНС

В обоих отделах в синапсах между преганглионарными волокнами и постганглионарными нейронами «используется» нейромедиатор ацетилхолин (АХ). Постганглионарные волокна парасимпатического отдела выделяют на эффекторы иннервируемых органов АХ (**холинергичность**), а постганглионарные волокна симпатического отдела — норадреналин (**адренергичность**). Адреналин (Ад), выделяемый в качестве гормона клетками мозгового слоя надпочечников, и норадреналин (НА) относятся к так называемым катехоламинам (КА). Суммарный эффект активации симпатического отдела и коры надпочечников — повышение содержания в крови кислорода, глюкозы и жирных кислот, увеличение сердечного выброса, генерализованное сужение вен, сужение артерий кожи и внутренних органов, расширение бронхов.

Надо отметить, что нет абсолютно жесткой связи между типом отдела ВНС и медиатором. Так, симпатические волокна, иннервирующие потовые железы, выделяют АХ.

По фармакологическим критериям выделяют два типа *адренергических рецепторов*: *альфа- и бета* и два типа *холинергических рецепторов*: *мускариновые* (эффект активации этих рецепторов воспроизводится токсином мухомора) *и никотиновые* (эффект активации воспроизводится никотином). Этим обеспечивается разнообразие действия одного и того же вещества (АХ, Ад, НА) на мишень: например, возбуждение альфа-рецепторов (там, где их много) приводит к сужению мышечных сосудов, а бета-рецепторов — наоборот, к их расширению. *Никотиновые рецепторы* локализуются в постсинаптических мембранах в возбуждающих синапсах. *Мускариновые рецепторы* обеспечивают возникновение в постганглионарных нейронах медленных возбуждающих или тормозных медленных постсинаптических потенциалов (роль которых не ясна, но видимо, связана с регуляцией порогов и возбудимости нейронов).

Такое разнообразие видов рецепторов, по-разному представленных в разных органах и тканях, объясняет высокую специфичность (и согласованность) действия КА. Это используется в клинике для лечения заболеваний разных органов (например, сердца) с помощью избирательной блокады там альфа- или бета-рецепторов.

7.4.3. Функциональная специализация симпатического и парасимпатического отделов ВНС

Многие органы получают иннервацию как от симпатического, так и от парасимпатического отделов. Влияния этих отделов часто носят *антагонистический характер*. Так, например, раздражение симпатического отдела приводит к увеличению

сердцебиений, снижению активности кишечника, расслаблению желчного пузыря и бронхов, а стимуляция парасимпатического отдела оказывает противоположный эффект и вызывает сокращение частоты и силы сердцебиений, усиление моторики кишечника, сокращение желчного пузыря и бронхов. Симпатическая активация вызывает расширение зрачка (при испуге, эмоции), а парасимпатическая — его сужение. Итоговый эффект на иннервируемый орган зависит от текущего баланса влияний симпатики и парасимпатики. В состоянии покоя доминирует, как правило, эффект парасимпатического отдела. Существуют органы, иннервируемые только симпатическим отделом или же только парасимпатическим отделом. Так, кровеносные сосуды, мозговое вещество надпочечников, гладкие мышцы глаза и волосяных луковиц иннервируются симпатическим отделом.

С точки зрения психофизиологии основная функция симпатического отдела — это *мобилизация всего организма при чрезвычайных (экстремальных) обстоятельствах (катаболизм)*, а основная функция парасимпатической иннервации — *сохранение и поддержание основных ресурсов организма (анаболизм)*.

Активация по симпатическому типу характерна для *экстремальных (аварийных) ситуаций* (физическая нагрузка, стресс). Такая мобилизация связана с целым комплексом реакций — расщеплением гликогена в печени (добавочная энергия); перераспределением кровоснабжения — уменьшение кровотока поверхностных тканей снижает вероятность кровепотери при повреждениях кожи, а усиленная подача крови к глубоко залегающим мышцам позволяет развить большее физическое усилие. При сильных эмоциях уровень катехоламинов может вырасти в 10 и более раз. Это увеличение связано (пока не до конца изученным способом) с *гипоталамусом* и *лимбикой*. В. Б. Кэннон назвал весь этот комплекс приспособительных реакций «реакцией борьбы и бегства».

Действие симпатической активации обычно проявляется диффузно (охватывает все тело) и поддерживается долго. Действие же парасимпатической активации локально и относительно кратковременно. В этой связи эффекты парасимпатического отдела ВНС сравнивают с выстрелами из ружья, а симпатического отдела — с пулеметными очередями. Такие различия связаны отчасти с рассмотренными различиями в строении и расположении ганглиев этих двух отделов. С другой стороны, утилизация норадреналина и адреналина в синапсах симпатических нейронов происходит более медленно, чем ацетилхолина (ферментом холинэстеразой) в синапсах парасимпатических нейронов.

Такое «дружное» и диффузное (всеохватывающее) возбуждение всех частей симпатической нервной системы при внешних или внутренних экстремальных условиях связано главным образом с влиянием гипоталамуса. Хирургическое удаление периферической части симпатического отдела (у кошек и собак) не приводит к нарушению жизнедеятельности в покое. Однако нарушается способность животного адаптироваться к резко меняющимся (стрессорным образом) условиям среды (температура, физическая нагрузка), так как отсутствует механизм быстрой доставки больших количеств кислорода, глюкозы и свободных жирных кислот к мозгу, сердцу и мышцам.

7.4.4. Вегетативные показатели эмоций

Наиболее информативными при изучении эмоций являются показатели кожно-гальванической реакции (КГР), сердечно-сосудистой деятельности (электрокар-

диограмма, ЭКГ; уровень кровяного давления), дыхания, движений глаз, мышечной активности и температуры поверхностных слоев кожи. Рассмотрим способы использования этих показателей для диагностики эмоций на примере КГР и мышечной активности (лицевых мышц).

Кожно-гальваническая реакция (КГР) отражает изменения кожной проводимости и обычно регистрируется *с кончиков пальцев или с ладони*. В настоящее время вместо термина КГР используют новый термин — **электрическая активность кожи (ЭАК)** (см. главу 2).

Собственно история психофизиологии начинается с истории открытия в 1888 г. КГР французским врачом Фере (C. Fere). Он исследовал больную с жалобами на ощущения электрического покалывания в кистях и ступнях. Во-первых, Фере заметил, что эти ощущения усиливались в ходе эмоциональных переживаний при вдыхании запахов, рассматривании цветных стекол и прислушивании к звуку камертона. Во-вторых, Фере обнаружил у этой больной систематические изменения кожной проводимости (сопротивления кожи) предплечья при пропускании через него слабого тока. Через два года, в 1890 г., ученый Тарханов (Tarchanoff J.) независимо от Фере описал так называемый *кожный потенциал*, изменяющийся при внутренних переживаниях и сенсорной стимуляции.

Изначально реакция нейронов-детекторов лица возникает на обобщенное лицо, «шаблон», в котором наиболее значимы линии, обозначающие глаза и рот. И только под влиянием жизненного опыта новорожденные начинают воспринимать конкретные лицевые конфигурации.

К. Юнг был первым психологом, попытавшимся использовать КГР в качестве объективного физиологического «инструмента» для изучения *бессознательного*. Именно Юнг в 1907 г. впервые показал связь КГР с интенсивностью эмоционального переживания: чем сильнее затрагивает нас то или иное событие, тем сильнее выражена КГР. Позже было показано, что КГР служит даже лучшим индикатором эмоций, нежели субъективный отчет: слова «проститутка», «зря потраченная молодость» и т. п. вызывали КГР, но сами испытуемые никаких переживаний не испытывали. Возможно, из-за социальных табу они реагировали на эти слова бессознательно. Кроме того, на основании результатов психофизиологических экспериментов по регистрации КГР в разного рода эмоциональных ситуациях был сделан вывод о существовании двух видов страха: страх от неожиданности и страх, обусловленный пониманием (оценкой) ситуации. Обнаружено также, что чем смешнее шутка, тем более выражена КГР. Интересно, что эта зависимость логарифмическая (подчиняется закону Вебера—Фехнера; см. главу 3).

Появились работы по оценке *эффективности рекламной продукции* с использованием КГР. В 1948 г. группа исследователей из Швеции попыталась использовать КГР, регистрируемую в одной и той же группе домохозяек, чтобы оценить эффективность рекламы блинной муки («удачный прогноз продаж») и детского питания («не очень удачные предсказания»). По результатам этой и последующих работ был сделан вывод о неоднозначной связи между эмоциональным воздействием рекламы (оцениваемым по КГР) и эффективностью продаж.

Получены данные *об асимметрии выраженности КГР*: при зрительной стимуляции максимум реакции достигается слева (влияние правого полушария), а при вербальной — справа (влияние левого полушария).

К настоящему времени не вызывает сомнения связь КГР с *ориентировочным рефлексом,* с одной стороны, и *интенсивностью переживаемой эмоции* — с другой.

Каковы биологические основы связи КГР с эмоциями? Выдвигаются следующие гипотезы, базирующиеся на связи КГР с изменением интенсивности потоотделения.

1. Повышенное потоотделение позволяет лучше что-либо схватить («плевать на ладони») (на Востоке эта идиома обозначает ситуацию умственного или физического напряжения).
2. Повышенное потоотделение приводит к повышению тактильной чувствительности и уменьшению уязвимости ладоней и подошв для ссадин и порезов.
3. Потоотделение связано с регуляцией температуры тела. Первые две гипотезы могут объяснять «биологическую целесообразность» активации потовых желез, проявляющейся в КГР, в стрессовых ситуациях «борьбы или бегства».

Еще одним эффективным показателем диагностики эмоциональных состояний человека является изучение активности мышц лица, участвующих в выражении эмоций, — лицевой экспрессии эмоций.

Лицевая экспрессия эмоций у человека. Клинические наблюдения над пациентами с поражениями отдельных участков коры головного мозга говорят о том, что существует локальная область мозга, которая выделяет лица в качестве особой категории зрительных стимулов, и что внутри этой области также существует специализация, поскольку индивидуальные черты лица и его эмоциональное выражение воспринимаются разными мозговыми структурами. Эти данные подтвердились при исследовании отдельных нервных клеток, расположенных в области верхней височной борозды. Здесь были обнаружены нейроны, избирательно реагирующие только на лица. Эти нейроны, названные детекторами лица, активируются даже у новорожденных, которым всего 9 минут от роду. Однако изначально у них возникает реакция на обобщенное лицо, «шаблон», в котором наиболее значимы линии, обозначающие глаза и рот. И только под влиянием жизненного опыта они начинают воспринимать конкретные лицевые конфигурации. При этом показано, что существует два типа «клеток-детекторов лица» — одни специализируются на идентификации лиц, а другие — на идентификации их эмоционального выражения. И те, и другие являются компонентами нейрофизиологической системы, интегрирующей информацию о другом индивиде и поэтому названной системой «Кто?».

Нейрофизиологическая система «Кто?» развилась в филогенезе для выполнения очень важного требования: сделать возможной для ее обладателя интерпретацию информации о других индивидах, чтобы в конечном счете определить их диспозиции и намерения.

Нейрофизиологическая система «Кто?» развилась в филогенезе для выполнения очень важного требования: сделать возможной для ее обладателя интерпретацию информации о других индивидах, чтобы в конечном счете определить их диспозиции и намерения. Согласно Дарвину, «выражение — это язык эмоций», где движения лицевых мышц и некоторые ритуализированные движения конечностей (или даже всего тела) можно рассматривать как азбуку этого языка, как своеобразные «эмоциональные жесты».

В то время как большая часть животных прогнозирует поведение друг друга на основе внешних взаимодействий (через поведение), высшие млекопитающие

и приматы обладают уникальной способностью оценивать не только само поведение, но и *психологическое состояние* окружающих особей. Для выражения эмоций у высших млекопитающих (например, у собак), и особенно у приматов и человека, используются главным образом лицевые мышцы — мимическая мускулатура. Эти мышцы выполняют у животных разнообразные функции — от управления движениями вибрисс и ушей до формирования различных звуковых сигналов и «эмоциональных выражений лица».

В связи с важностью мимической мускулатуры для поведения зона моторной коры человека, связанная с управлением лицевыми мышцами, даже превышает по своим размерам зону, ответственную за регуляцию движений кисти. Сигналы от моторной коры поступают к ядрам лицевых нервов в стволе мозга, откуда по аксонам мотонейронов в составе VII пары черепно-мозговых нервов достигают лицевых мышц.

Согласно экспериментальным данным ряда исследователей, базовые эмоции достоверно и наглядным образом опознаются по выражению лица. Разные эмоциональные выражения лиц соответствуют разным картинам активности лицевых мышц. Поэтому, регистрируя распределение активности лицевых мышц с помощью специальных контактных электродов или же дистанционно методом видеосъемки в инфракрасном диапазоне (локальная активность мышц сопровождается локальным изменением температуры кожи), можно попытаться определить эмоцию, переживаемую человеком. Очевидная прикладная значимость этой проблемы стимулирует в настоящее время большое число экспериментальных и специальных математических исследований, направленных на разработку «распознающих эмоции» устройств.

7.5. Нейроанатомическая и функциональная организация центральных (мозговых) механизмов эмоций

7.5.1. «Лимбический мозг» (круг Папеца)

Идея о существовании в мозге особой системы, ответственной за эмоции, была высказана в 1937 г. чикагским невропатологом Папецом (J. Papez). Его идея базировалась на изучении эмоциональных расстройств у больных с поражениями гиппокампа и поясной извилины. По итогам своих многолетних клинических наблюдений, Папец предположил, что следующие структуры мозга в следующей последовательности взаимодействия образуют единую систему для управления эмоциями:

(1) гипоталамус (ГТ) — (2) передневентрикулярное ядро таламуса — (3) поясная извилина — (4) гиппокамп — (5) мамиллярные тела — (1) гипоталамус.

В этом «эмоциональном круге» ГТ обеспечивает выражение эмоций и параллельно передает информацию в таламус, а оттуда — в поясную извилину. По мнению Папеца, поясная извилина является механизмом осознания эмоциональных переживаний. Гиппокамп, получая сигналы от поясной извилины, осуществляет интеграцию этих и других входов и переадресует информацию к мамиллярным телам и ГТ. Круг замыкается интеграцией субъективно переживаемой эмоции (на уровне коры) с «эмоциональными» управляющими командами ГТ.

Папец не использовал термин «лимбическая система», который появился позже в связи с проведением аналогии между кругом Папеца и большой лимбической долей, описанной в 1879 г. знаменитым французским невропатологом Брока (P. Brocka). Он заметил, что поясная извилина и гиппокамп как бы окаймляют основание переднего мозга. При рассматривании медиальной поверхности правого или левого полушарий хорошо видны эти структуры, «расположенные у входа и выхода больших полушарий» наподобие дверного порога. По латыни «порог» — *limen*, отсюда название структур — лимбические. (Существует другой вариант объяснения происхождения термина: от лат. *limbia* — кайма.) Брока связывал с этими структурами низшие психические функции, а с остальной корой — высшие.

В 1952 г. Мак-Лин (P. MacLean), ведущий американский исследователь в области вегетативных функций мозга, предложил называть «круг Папеца» и связанные с ним структуры «лимбической системой».

Ниже мы рассмотрим связь ключевых элементов лимбической системы с эмоциями, а затем оценим в целом эту гипотезу с позиций современной нейронауки.

Гипоталамус. Гипоталамус (ГТ) является важным (можно даже сказать, центральным) нейроэндокринным органом, имеющим связи с большей частью структур центральной и автономной нервных систем. В связи с эмоциями отметим наличие развитой системы афферентно-эфферентных связей ГТ с амигдалой и орбитофронтальной корой.

Исследование связи эмоциональных проявлений с активностью ГТ показало, что раздражение одних зон ГТ у кошек вызывает у них агрессивное поведение с внешними признаками ярости, а раздражение других зон — оборонительное поведение с проявлением страха. Было обнаружено также, что при разрушении (перерезках) связей ГТ с корой и базальными ганглиями кошки становятся крайне агрессивными: оскаливают зубы, шипят и выпускают когти на любое самое незначительное действие. Эта агрессивная реакция, хотя и сопровождается адекватными вегетативными изменениями (возрастает частота сердечных сокращений, шерсть встает «дыбом»), носит некоординированный характер и не направлена на конкретный объект. По этой причине такая агрессия была названа «ложной яростью». Ложная ярость исчезала после перерезки эфферентных связей ГТ с нижележащими структурами ствола мозга, отвечающими за внешние выражения ярости, которые проявляются через движение мышц лица и конечностей, гладких мышц внутренних органов, а также через изменения функционирования желез.

Таким образом, согласно этим данным, ГТ участвует в регуляции внешних проявлений эмоционального поведения путем управления соматическими (мышц лица и конечностей) и вегетативными (железы и мышцы внутренних органов) реакциями. При этом во время сильного эмоционального возбуждения ГТ избирательно активирует симпатический отдел автономной нервной системы. Реакции ярости или страха сопровождаются учащением сердечного ритма, повышением уровня адреналина и норадреналина в крови, пилоэрекцией, расширением зрачка и другими симпатикотропными реакциями, подготовляющими животное к «борьбе или бегству».

Важным дополнением к только что описанным результатам стало открытие двух принципиально разных типов агрессивного поведения, обнаруживаемых при избирательном раздражении разных зон ГТ бодрствующей кошки. При *аффективной агрессии* наблюдаются все признаки эмоционального возбуждения и акти-

вации симпатической системы. При *«хладнокровном» нападении* кошка захватывает добычу (крысу) без внешних признаков эмоций и возбуждения. Эти два типа агрессии могут соответствовать двум разным по задачам типам поведения животного — *хищническому поведению* («хладнокровное» нападение) и агрессивному *демонстрационному поведению* (аффективная агрессия). Во втором случае речь идет о «ритуализации» отношений между животными в ситуациях борьбы за первенство, территорию или брачного партнера.

В работах Олдса на крысах показано наличие в гипоталамусе центров удовольствия и неудовольствия, раздражение которых может служить положительным или отрицательным подкреплением в процессе выработки инструментальных рефлексов.

В ставших ныне классическими работах Олдса (J. Olds) на крысах показано наличие в ГТ так называемых *центров удовольствия и неудовольствия*. Дж. Олдс обнаружил, что раздражение этих центров может служить положительным или отрицательным подкреплением в процессе выработки инструментальных рефлексов.

В нейрофизиологических исследованиях ГТ обнаружены нейроны, реагирующие избирательно на сенсорные стимулы, связанные с положительным пищевым подкреплением. Причем такие нейроны возбуждаются только в тех случаях, когда животное голодно. Также найдены клетки, избирательно реагирующие на стимулы, имеющие оборонительное значение.

Наличие в ГТ центров, связанных с эмоциями, является «стратегически оправданным» с точки зрения их соседства там с другими важными центрами, контролирующими пищевое, питьевое и половое поведение, активность эндокринных желез и автономной нервной системы. Важно отметить, что все эти центры, несмотря на близкое расположение, работают достаточно независимо. Например, раздражение определенной зоны ГТ может вызвать реакцию захвата жертвы без ее поедания.

Средний мозг. ГТ тесно связан двусторонними связями с ядрами ретикулярной формации среднего мозга. При повреждении этих ядер блокируется агрессивное поведение, вызываемое стимуляцией ГТ, а при их раздражении возникают реакции нападения даже в отсутствие контактов с ГТ. Это свидетельствует об иерархической организации механизмов выражения эмоций: средний мозг и нижележащие отделы непосредственно «запускают» двигательную активность, а ГТ ее инициирует и координирует. Имея в виду тесное взаимодействие прозрачной перегородки, ГТ и среднего мозга при регуляции висцеральных функций и эмоционального поведения, известный нейробиолог Наута (W. J. H. Nauta) обозначил это «единое целое» как *септо-гипоталамо-мезенцефальный континуум*.

И хотя Папец не включал средний мозг в свой «эмоциональный круг», в настоящее время ряд ядер этой структуры (ядра ретикулярной формации; межножковое ядро) связывается со стволовым механизмом лимбической системы.

Гиппокамп. Гиппокамп расположен в глубине височной доли и имеет развитую систему афферентно-эфферентных связей (прямых или опосредованных) практически со всеми структурами мозга.

По данным современной нейробиологии, гиппокамп преимущественно связан механизмами пространственной памяти и регуляцией ориентировочно-исследовательской деятельности. Связь с эмоциями осуществляется, видимо, через участие гиппокампа в системе отрицательного подкрепления (наказания).

Поясная извилина (ПИ). Поясная извилина обладает поразительным многообразием связей с самыми разными отделами мозга. Обнаружен афферентный путь к ПИ от мамиллярных тел (через таламус) и эфферентный путь к гиппокампу, что подтверждает гипотезу Папеца. Выявлены связи ПИ (чаще — двусторонние) с миндалиной, субикулумом (участком коры рядом с гиппокампом), септумом и даже средним мозгом (верхними буграми четверохолмия, покрышкой и голубым пятном). Кроме того, ПИ связана с корой лобных, теменных и височных долей больших полушарий.

Структура афферентно-эфферентных связей ПИ является основанием для гипотезы о ПИ как центре координации зрительной и соматической систем в процессе управления выражением эмоций.

Миндалина. Миндалина, или амигдала, расположена у высших млекопитающих в коре медиальной стенки основания височной доли (спереди от гиппокампа) и представляет собой комплекс из нескольких ядер. *Кортикальные* и *медиальные ядра* участвуют в обработке вкусовой и обонятельной информации, которая затем передается к центрам пищевого поведения в ГТ. *Базолатеральная группа ядер,* наиболее развитая у высших млекопитающих, по-видимому, включена в регуляцию эмоционального поведения через связи с корой, таламусом и «септо-гипоталамо-мезенцефальным континуумом».

В целом миндалина обладает широко разветвленной системой двусторонних афферентно-эфферентных связей со многими отделами мозга — с обонятельной и вкусовой системами, с корой лобных долей и поясной извилины, таламусом, прозрачной перегородкой и стволом мозга.

Данные клиники и нейронных исследований на обезьянах свидетельствуют о важной роли амигдалы в процессах научения, а именно в формировании ассоциативных связей между стимулом и эмоционально окрашенным подкреплением (положительным или отрицательным). Часть нейронов амигдалы реагирует на сенсорные стимулы разных модальностей, а другая часть — только на подкрепляемые стимулы. Таким образом, амигдала, по-видимому, обеспечивает механизм так называемого **эмоционального обучения**.

Интересно, что в амигдале обезьяны имеются нейроны, избирательно реагирующие на разные «ключевые признаки» эмоционально окрашенных выражений лица. Таким образом, *разные эмоциональные выражения лиц* сопровождаются активацией разных популяций нейронов амигдалы. Это, видимо, объясняется связями амигдалы с верхней височной бороздой, где локализованы зрительные нейроны-детекторы лиц. Методом функциональной магнитно-резонансной интроскопии (ЯМРИ, см. главу 2) показано, что у человека амигдала активируется избирательно при предъявлении разного рода эмоциональных выражений лиц. Причем такое происходит даже в тех случаях, когда эти сигналы «зашумлены» и не осознаются испытуемым.

Нейроны лиц (эмоциональных выражений лиц) в амигдале могут быть включены в систему регуляции социальных отношений, которые закономерным образом нарушаются при поражении этой структуры (например, резко меняются отношения доминирования в сообществе обезьян).

Электростимуляция амигдалы у человека вызывает ощущения страха, тревожности и в редких случаях — чувство удовольствивия. Напротив, амигдалоэктомия приводит к уменьшению чувства тревоги и эмоционального напряжения, повышению порогов для реакций агрессии и ярости.

Мозжечок. Имеются данные о моносинаптических связях ядер шатра мозжечка с ПИ, височной корой и отделами фронтальной коры. Клинические данные свидетельствуют о включенности ядер глубоких слоев мозжечка в системы как положительного, так и отрицательного подкрепления. Нарушения активности мозжечка коррелируют с развитием функциональных психозов.

Прозрачная перегородка. Холинергические нейроны перегородки передают сигналы в гиппокамп, фронтальную и париетальную области коры. По данным клинических исследований, перегородка включена в систему положительного подкрепления. С другой стороны, получены данные о тесной связи перегородки не только с эмоциями, но и с процессами памяти. Так, развитие деменции при болезни Альцгеймера сопровождается нарушением связей перегородки с гиппокампом и корой. Функциональные психозы, часто сопровождающиеся нарушениями памяти, также связаны с развитием патологических процессов в перегородке. Анализ этих данных закономерно приводит к вопросу о существовании единого мозгового механизма (системы механизмов) для эмоций и памяти.

Прилежащее ядро. Прилежащее ядро (ПЯ) залегает в толще мозга вблизи системы базальных ядер. Связь этого ядра с эмоциями является предметом дискуссии. Имеются данные об избирательной активации ПЯ при предъявлении неожиданных приятных стимулов. Ряд ученых рассматривает ПЯ как промежуточное звено между эмоционально-мотивационными механизмами мозга, с одной стороны, и моторной системой — с другой. Тем не менее есть данные, противоречащие интерпретации ПЯ как своеобразного «эмоционально-моторного интерфейса». Так, удаление этой структуры не оказывает ожидаемого влияния на эмоциональное поведение крыс.

Современное состояние теории лимбического мозга как основного (базового) механизма эмоций: аргументы «за» и «против». В настоящее время не вызывает сомнения причастность гипоталамуса и гиппокампа к организации эмоционального поведения. Однако значение других структур круга Папеца для механизмов эмоций остается не до конца ясным. При стимуляции или удалении этих отделов у животных получают различные и порой противоречащие друг другу результаты. Убедительные данные получены об участии в механизмах эмоций целого ряда отделов мозга, из которых только часть входит в состав лимбической системы. К тому же оказалось, что лимбическая система специфическим образом связана не только с эмоциями, но и с памятью и вниманием, например.

В современной нейробиологии эмоций термин «лимбическая система» используется как полезное обобщение для обозначения большой совокупности отделов мозга, тем или иным образом связанных с эмоциями и образующих в трехмерной структуре мозга распределенную систему. Эта система не имеет четких анатомических границ, как предполагал Папец, и значительно перекрывается с другими нейронными системами, имеющими иное целевое назначение. И, видимо, такое междисциплинарное взаимодействие является одним из общих принципов работы нашего мозга.

7.5.2. Кора головного мозга

Орбито-фронтальная кора (ОФК). ОФК является частью **префронтальной коры (ПФК)**, которая получает входы от медиодорзального ядра таламуса и расположена непосредственно перед (антериально) моторной (поле 4) и премоторной

(поле 6) областями коры. ПФК делится на три области в соответствии с афферентными проекциями, получаемыми от разных ядер таламуса. Медиальная крупноклеточная часть медиодорзального ядра таламуса проецируется на орбитальную (вентральную) поверхность префронтальной коры, которая и называется ОФК (поля 12 и 13 по Бродману). Эта область связана преимущественно с *эмоциями*. Латеральная мелкоклеточная часть медиодорзального ядра таламуса проецируется на дорзолатеральную область ПФК, которая избирательно связана с *когнитивными процессами*. И наконец, крайняя латеральная часть медиодорзального ядра таламуса проецируется в область поля 8 (по Бродману), связанного с управлением *произвольными движениями глаз*.

Афферентные входы ОФК. Через таламус ОФК получает сигналы от структур височной доли — препириформной (обонятельной) коры, амигдалы и нижней височной коры. Имеются также прямые входы от нижней височной коры и полюса височной доли.

Эфферентные выходы ОФК связывают ее с нижней височной корой, энторинальной корой («входными воротами гиппокампа»), поясной извилиной, преоптической областью ГТ, головкой хвостатого ядра и вентральной частью тегментума среднего мозга.

Разрушение каудальной части ОФК у обезьян сопровождается понижением агрессии к потенциально опасным объектам (человек, змея) и разборчивости в пище (по типу синдрома Клювера—Бьюси). У человека такие симптомы наблюдаются при поражении фронтальной коры лобных долей. Характерным же признаком поражения именно ОФК является *нарушение процесса «переделки» ассоциативных связей*, необходимость в которой возникает, например, в случае неподкрепления имеющейся ассоциации или же при изменении знака этого подкрепления (положительное/отрицательное). Об этом свидетельствуют и данные регистрации нейронной активности. В ОФК обезьяны обнаружены все типы нейронов, необходимые и достаточные для такого рода «переделок» ассоциативных связей: 1) сенсорные нейроны разных модальностей и полимодальные нейроны; 2) нейроны, реагирующие только на подкрепляемые (положительно или отрицательно) сигналы; 3) нейроны, реагирующие в случае отсутствия ожидаемого подкрепления или изменения его знака (нейроны-детекторы рассогласования между ожидаемым и реальным).

Активность нейронов последнего типа связывают с негативно окрашенным эмоциональным ощущением *фрустрации* (англ. *frustrate* — расстраивать, срывать планы, намерения), возникающим при пропуске подкрепления.

Интересно, что больные с поражением ОФК осознают и могут вербализовать необходимость и правила корректировки своего поведения при изменении условий подкрепления и тем не менее не могут этого сделать.

В ПЭТ-исследованиях (см. главу 2) «эмоциональных зон мозга» человека обнаружена избирательная связь латеральной части ОФК с «системой наказания» (отрицательного подкрепления) и медиальной части ОФК — с «системой поощрения».

Ретросплениальная кора. Введение в практику психофизиологического исследования методов функциональной магнитно-резонансной (фМРТ) и позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ) позволило ученым обнаружить в мозге

новую область коры, связанную с выделением **эмоционально значимых** (приятных или неприятных) **сигналов**, в том числе вербальных стимулов.

Ретросплениальная кора (РК) включает поля 29 и 30 (по Бродману), расположенные в борозде мозолистого тела и захватывающие часть поясной извилины. РК получает афферентные входы от орбито-фронтальной коры, верхней височной борозды и поясной извилины, которые, как известно, являются важными элементами в структуре механизмов эмоций. Выходные сигналы поступают от РК к парагиппокампальной извилине и энторинальной коре. Анатомическая структура связей РК делает понятной обнаруженную в опытах с фМРТ и ПЭТ связь РК с *эмоциями*, с одной стороны, и с *эпизодической памятью* — с другой. Эти данные, как и результаты изучения септума, свидетельствуют о значительном перекрытии двух важных систем мозга — механизмов памяти и механизмов эмоций. Это подтверждается и данными клинических наблюдений о связи поражений в области поясной извилины и РК с болезнью Альцгеймера, с одной стороны, и нарушениями эмоций по типу тяжелых депрессий и социальных фобий — с другой.

7.6. Биохимическая специфика центральных (мозговых) механизмов эмоций

К настоящему времени получено большое число данных, свидетельствующих не только о структурной (анатомической), но и о биохимической специализации систем мозга. Конечно, такая специализация не абсолютна и имеет, скорее всего, характер доминирующей тенденции. Ниже мы остановимся на некоторых биохимических особенностях мозговых механизмов эмоций.

7.6.1. Дофаминергические (ДЭ) системы мозга и эмоции

Дофамин — это нейроактивный моноамин в цепи синтеза катехоламинов (норадреналина и адреналина). Из дофамина при участии специальных ферментов сначала образуется норадреналин, а затем из норадреналина — адреналин. Дофаминергические нейроны, т. е. нейроны, использующие в качестве нейромедиатора дофамин, образуют в нервной системе короткоаксонные локальные (сетчатка, гипоталамус и др.) и длинноаксонные проекционные пути. Проекционные дофаминергические нейроны сгруппированы в двух областях среднего мозга. Первая область — *черная субстанция*. Аксоны нейронов этой области направляются к стриатуму (хвостатому телу и скорлупе). Болезнь Паркинсона вызывает дегенерацию дофаминергических синапсов в стриатуме и, как следствие, — двигательные расстройства (тремор рук и др.).

Другая область концентрации дофаминергических нейронов в среднем мозге — это *ядра вентральной области покрышки*. Аксоны нейронов этой области идут — в составе так называемой мезолимбической проекции — ко многим отделам лимбической системы: миндалине, обонятельному бугорку, септуму, прилежащему ядру и лобной коре.

Имеются данные об избирательной связи активации дофаминергических нейронов с получением положительного (награда) или отрицательного (наказание) подкрепления. Так, стимуляция центров неудовольствия в ГТ крысы приводит к резкому повышению содержания дофамина в прилежащем ядре. К аналогичным

изменениям приводят стрессовые ситуации, создаваемые помещением животных в клетки с электрическим током. С другой стороны, блокада выделения дофамина в прилежащем ядре (*n. accumbens*) приводит к резкому снижению подкрепляющей роли эмоций в процессах научения.

7.6.2. Серотонинергические системы мозга и эмоции

Как и дофамин, **серотонин**, или **5-гидрокситриптамин (5-ГТ)**, является моноамином (молекула содержит одну концевую аминогруппу), но в отличие от дофамина основу молекулы 5-ГТ составляет двойное индольное кольцо (у дофамина — одиночное кольцо). Предшественником серотонина является триптофан. В нервной системе серотонинергические нейроны сконцентрированы преимущественно в среднем мозге (в ядрах шва) и продолговатом мозге. Проекции аксонов этих нейронов приходятся на обширные зоны переднего мозга, мозжечка и спинного мозга и совпадают здесь с проекциями норадренергических нейронов. Активность обеих нейронных систем связывают с генерализованным модулирующим влиянием на уровень бодрствования и через это — на сенсорное восприятие, когнитивные процессы и, наконец, *эмоции*.

Начиная с 50-х гг. прошлого века и по настоящее время ведутся исследования 5-ГТ-ергических систем мозга в связи с изучением механизмов регуляции сна и бодрствования, а также с решением проблем профилактики *депрессивных состояний* и *наркомании*. Так, показано, что такие препараты, как *LSD* (диэтиламид лизергиновой кислоты) и трициклические антидепрессанты, воздействуют избирательным образом на серотонинергическую систему (на пре- и постсинаптическом уровнях). Имеются данные о понижении содержания 5-ГТ в мозге у депрессивных больных.

Дополнительная литература

Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К. Мозговая физиологическая организация эмоций // Механизмы деятельности мозга человека. Ч. 1. Нейрофизиология человека. Л.: Наука, 1988. С. 267–289.

Изард К. Эмоции человека. М.: Изд-во МГУ, 1980.

Лурия А. Р. Язык и сознание. М.: Изд-во МГУ, 1979.

Симонов П. В. Эмоциональный мозг. М: Наука, 1981.

Симонов П. В. Мотивированный мозг. М.: Наука, 1987.

Физиология человека / Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. М.: Мир, 1996. Т. 2.

Хессет Дж. Введение в психофизиологию. М.: Мир, 1981.

Шеперд Г. Нейробиология. М.: Мир, 1987. Т. 2. Гл. 9.

Глава 8
ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ

8.1. Определение функционального состояния

Наиболее часто **функциональное состояние (ФС)** определяют как фоновую активность нервных центров, при которой и реализуется та или иная конкретная деятельность человека. В классической физиологии такое представление о функциональном состоянии выразилось в том, что оно соотносилось с одной или несколькими характеристиками нервной ткани. Так, И. П. Павлов связывал ФС с тонусом коры больших полушарий, или ее возбудимостью. Продолжая эти исследования, П. С. Купалов показал, что ФС отражается не только в изменении возбудимости головного мозга, но и в уровне его реактивности и лабильности. В работах А. М. Зимкиной ФС оценивается по совокупности средних значений *возбудимости, реактивности* и *лабильности нервной системы*.

Ретикулярная формация (РФ) с ее активирующими и инактивирующими отделами и лимбическая система, определяющая мотивационное возбуждение, представляют модулирующую систему мозга, регулирующую возбудимость нейронных сетей мозга [Данилова, 1992]. ФС — это особое психофизиологическое явление со своими закономерностями, определяющимися активированной архитектурой модулирующей системы, которое проявляется на биохимическом, физиологическом, поведенческом и психологическом (субъективном) уровнях.

Функциональные состояния, регулируемые модулирующей системой мозга, — необходимая составляющая любого вида деятельности и поведения.

8.2. Роль и место функционального состояния в поведении

Функциональные состояния, регулируемые модулирующей системой мозга, — необходимая составляющая любого вида деятельности и поведения. Хорошо изучены отношения между уровнем активации мозга и эффективностью выполнения различных действий, операций, навыков, а также обучения. Они обычно описываются куполообразной кривой, показывающей, что наиболее высокие результаты деятельности достигаются не при самой высокой, а при более низкой активации нервной системы, получившей название **оптимального функционального состояния**.

Манипуляция фармакологическими веществами и электрической стимуляцией ретикулярной формации показала, что с изменением уровня активации нервной системы эффективность исполнения и обучения смещается по куполообраз-

ной кривой. Так, инъекции хлорпромазина снижают уровень активации в мозге и ухудшают выполнение инструментальных условных рефлексов избегания у крыс. На этом фоне дополнительное введение амфетамина, оказывая активирующий эффект, улучшает условно-рефлекторную деятельность. Обнаружено также, что эффект амфетамина суммируется с действием сенсорных раздражителей (шумом). Меняя оба фактора по интенсивности, можно создать при разных их комбинациях оптимальные условия для обучения крыс инструментальным условным рефлексам. Сверхвозбуждение, создаваемое шумом или фармакологическим воздействием или их комбинацией, обычно вело к ухудшению деятельности. Это правило подтвердилось и исследованиями влияния интенсивности электрической стимуляции ретикулярной формации на время реакции выбора у обезьян и простой двигательной реакции у кошки. Показано, что увеличение интенсивности электрического тока до известных пределов сопровождается сокращением времени реакций. После достижения некоторого уровня электрическая стимуляция не сокращает, а увеличивает время двигательной реакции.

Наиболее высокие результаты деятельности достигаются не при самой высокой, а при более низкой активации нервной системы, получившей название оптимального функционального состояния.

В экспериментах, проведенных группой шведских исследователей, испытуемые, работая на тренажере, сами регулировали уровень своей нагрузки. Мерой ее интенсивности служила частота сердцебиений. Как установлено, время реакции выбора на зрительные стимулы было наименьшим при средних значениях физической нагрузки, соответствующей частоте сердечных сокращений около 120 ударов в минуту.

Другие многочисленные данные также свидетельствуют о зависимости обучения от функционального состояния. В работах известного немецкого нейрофизиолога В. Зингера обнаружена зависимость изменения свойств нейронов-детекторов зрительной коры котят в сенситивный период от сохранности стволовой и таламической активирующих систем мозга. Закрытие одного глаза во время сенситивного периода или изменение положения его в орбите (искусственное косоглазие) приводило к потере бинокулярных свойств у нейронов зрительной коры. Однако одностороннее разрушение медиального таламуса — активирующей системы — делало формирование этих аномальных связей невозможным только в полушарии, противоположном разрушенному таламусу. В то же время совмещение зрительной стимуляции с электрическим раздражением РФ среднего мозга или таламуса, проецирующегося к исследуемой коре, позволяет изменить свойства нейронов у парализованного животного.

Изменение функционального состояния нейрона, стимулируемое самой процедурой обучения, является непременным условием успешности обучения.

В 1980-х гг. на биологическом факультете МГУ им. М. В. Ломоносова под руководством профессора Б. И. Котляра проводились опыты по формированию условных связей у нейронов гиппокампа кролика. При сочетании звука с электрокожным раздражением была выявлена особая форма условного рефлекса — *ассоциативный тонический ответ* (в виде увеличения фоновой активности у обучающегося нейрона в межстимульные интервалы времени). Исследователи обнаружили, что успешность выработки условного рефлекса зависит от присутствия

этой тонической активности. «Ошибки» нейрона приходились на периоды с неожиданным ее снижением. Таким образом, изменение функционального состояния нейрона стимулируется уже самой процедурой обучения и является непременным условием успешности обучения.

Возможность оптимизировать *обучение* детей за счет управления их состоянием была исследована известным канадским психофизиологом Константином Мангина. Оказалось, что успевающие дети работают в определенном — оптимальном — коридоре функциональных состояний, тогда как состояние неуспевающих детей выходит за пределы данного коридора.

Проводя дополнительные занятия с отстающими в учебе детьми, он индивидуально контролировал их функциональное состояние по *электрической активности кожи* (см. главу 2) и целенаправленно регулировал его уровень. Применив данный метод, он ускорил у детей с задержкой развития формирование ряда когнитивных навыков и повысил их успеваемость в школе. Положительные результаты были получены более чем на 1500 учащихся. Таким образом, еще раз была доказана зависимость обучения от модулирующих влияний неспецифической системы мозга.

Рассмотренные выше результаты исследований позволяют сделать вывод о том, что *ассоциативное обучение* требует совпадения трех факторов: *будущего условного стимула*, *его подкрепления* и *активирующих модулирующих влияний* (см. также главу 23).

8.3. Модулирующая система мозга

8.3.1. Стволово-таламо-кортикальная система

Исследования Дж. Моруцци и Г. Мэгуна привели их к открытию в стволе на уровне среднего мозга неспецифической системы, или мезенцефалической ретикулярной формации, активирующей кору больших полушарий. Они установили, что высокочастотная электрическая стимуляция стволовой РФ вызывала увеличение бдительности животного и пробуждение его ото сна; низкочастотная стимуляция оказывала противоположное воздействие, вызывая состояние покоя, а разрушение *неспецифической системы* ствола мозга приводило животное в коматозное состояние.

Таламическая неспецифическая система создает локальную активацию коры, проецируясь к ее отдельным зонам, воспринимающим сенсорные сигналы от модально-специфических путей.

Позже неспецифическая система была найдена и в таламусе. Вначале казалось, что эта система распространяет на кору исключительно синхронизирующие ритмические влияния, так как легко воспроизводит ритм низкочастотного (около 10 Гц) электрического раздражения неспецифических ядер таламуса (*recruiting response*), широко распространяя его на кору. Однако Г. Джаспер обнаружил, что сенсорное раздражение вызывает локальное и модально-специфическое подавление искусственно вызванных потенциалов «вовлечения». В 1955 г. он создал *теорию о диффузно-проекционной таламической системе*, согласно которой неспецифические ядра таламуса влияют на кору, вызывая в ЭЭГ реакцию десинхронизации в виде разрушения регулярной медленноволновой активности. Таламическая неспецифическая система создает

локальную активацию коры, проецируясь к ее отдельным зонам, воспринимающим сенсорные сигналы от модально-специфических путей. Это отличает ее от РФ ствола мозга, вызывающей генерализованную активацию, которая захватывает обширные зоны коры. Последняя более длительна и менее устойчива к угасанию при многократном воспроизведении одним и тем же стимулом по сравнению с реакцией активации таламического происхождения. Эти различия позволяют связывать функцию стволовой неспецифической системы с поддержанием в мозге определенного уровня фоновой активности, а таламическую неспецифическую систему — с селективным вниманием и локальным ориентировочным рефлексом. Вместе с тем при выполнении человеком задания, требующего бдительности и внимания, таламическая и стволовая РФ действуют совместно — в обеих структурах наблюдается одновременное увеличение локального мозгового кровотока.

Мезенцефалическая ретикулярная система ствола мозга вызывает генерализованную активацию, которая захватывает обширные зоны коры.

Нейроны коры во время ЭЭГ-десинхронизации обнаруживают признаки активации в виде: 1) снижения порога возбудимости нейронов на адекватное раздражение; 2) усиления свойства полимодальности — под влиянием неспецифической активации нейрон начинает отвечать на стимулы тех модальностей, которые он игнорировал в отсутствие активации; и 3) увеличения лабильности, которое может быть измерено по укорочению циклов восстановления вызванных потенциалов и по изменению частотного состава реакции усвоения ритма. В условиях дремоты и сна мозг воспроизводит ритм только низкочастотных световых мельканий или звуковых щелчков ниже 5 Гц. В состоянии возбуждения верхняя граница усваиваемых ритмических стимулов сдвигается в сторону более высоких частот — до 30 и более Гц. Это находит отражение в изменении частотного состава спектра мощности ЭЭГ во время действия ритмических стимулов. Все эти эффекты наблюдаются вместе с увеличением негативности постоянного потенциала коры, представляющим механизм медленной модуляции ФС. Вместе с тем ФС нейронов определяется не только сдвигом постоянного потенциала, но и ритмической модуляцией, создаваемой основными ритмами биотоков мозга. Показано, что максимальная возбудимость сенсорных нейронов и выполнение двигательных реакций синхронизированы с определенной фазой *альфа-ритма* у человека и *тета-ритма* у животных. Ритмическая активность мозга, синхронизируя во времени возбудимость удаленных нейронов, создает условия для их взаимодействия в процессе реализации той или иной функции, а также при обучении.

Функциональное состояние нейронов определяется не только уровнем постоянного потенциала, но и ритмической модуляцией, создаваемой основными ритмами биотоков мозга.

Стремление понять функциональное назначение ритмов мозга стимулировало исследователей к изучению нейронов таламуса как структуры, особенно склонной к генерации ритмической волновой активности. Исследование влияний таламуса на кору показало существование в нем нейронных пейсмекеров для низкочастотных ритмов. Они были найдены в его специфических ядрах и в неспецифическом таламусе.

В работах Н. Н. Даниловой была исследована связь волновой активности коры со спайковыми разрядами отдельных нейронов неспецифического таламуса кро-

лика. На основе одновременной регистрации электроэнцефалограммы (ЭЭГ) и нейронной активности было показано, что в спокойном состоянии животного неспецифические нейроны имеют тенденцию разряжаться последовательностью пачек спайков. Их появление коррелирует с возникновением в ЭЭГ медленных альфа-подобных волн (3–4 Гц) у кролика, характерных для спокойного состояния животного. Пачечные разряды нейронов таламуса фазово-специфичны, они привязаны к определенным фазам медленных волн фоновой ЭЭГ, вызванных потенциалов и реакции усвоения ритма мелькающего света. Нейроны неспецифического таламуса обладают свойством авторитмичности. Они обнаруживают эффект резонанса на частоте альфа-подобных колебаний ЭЭГ у кролика. Его можно выявить путем предъявления мелькающего света на частоте, совпадающей с резонансной частотой таламического пейсмекера.

Ритмическая активность мозга, синхронизируя возбудимость удаленных нейронов, создает условия для их взаимодействия в процессе реализации той или иной функции, а также при обучении.

Сенсорные раздражения (звуковые, кожные и др.) вызывают в неспецифическом таламусе реакцию десинхронизации в виде разрушения пачек спайков и замены их одиночными спайками. Нейронная таламическая реакция десинхронизации соответствует появлению в коре ЭЭГ-реакции активации.

Таким образом, таламические структуры мозга работают в двух режимах: в режиме пачечных разрядов, вызывая в ЭЭГ синхронизированные и ритмические колебания, и в режиме десинхронизации пачек спайков. Последнему соответствует появление ЭЭГ-реакции активации. У человека она обычно выглядит в виде подавления, блокады альфа-ритма, который замещается иррегулярной акивностью низкой амплитуды. Именно поэтому ее часто рассматривали как выражение **десинхронизации** — нарушения синхронности в разрядах группы нейронов, вовлеченных в общий ритм. Однако стремительный рост числа публикаций, в которых констатируется усиление гамма-колебаний во время когнитивной деятельности, указывает на наличие в составе реакции активации высокочастотной и синхронизированной нейронной активности.

ЭЭГ-реакции активации соответствует нейрональная таламическая десинхронизация в виде разрушения низкочастотных пачек спайков и появления высокочастотных осцилляций в диапазоне гамма-ритма.

В свете этих данных некоторые исследователи обращают внимание на то, что термин «десинхронизация ЭЭГ» вводит в заблуждение, если используется как синоним неспецифической реакции активации. У млекопитающих, включая человека, 40-герцевые колебания наблюдаются в таламусе и коре в связи с состоянием направленного внимания. У кошки 40-герцевый ритм возникает во фронто-париетальной коре, когда она следит за мышью. Сорокагерцовые осцилляции увеличиваются во время зрительной стимуляции, отвечающей детекторным свойствам сенсорных нейронов. При этом осцилляции возникают у нейронов синхронно и в фазе, связывая одним ритмом разные нейроны зрительной коры одного полушария, а через коллозальные связи — нейроны моторной коры обоих полушарий.

Описана синхронизация вызванных ответов нейронов коры на частоте гамма-колебаний (30–120 Гц). Она возникает под влиянием сенсорной активации, решения сенсомоторной задачи и других активирующих факторов. Высокочастотная

электрическая стимуляция РФ ствола мозга усиливает гамма-колебания на частоте 45 Гц в фокальных потенциалах зрительной коры (поле 17) и одновременно увеличивает синхронизацию вызванных ответов многих нейронов зрительной коры, вызываемых предъявлением движущейся полоски. При этом увеличение синхронизации вызванной спайковой активности на движущийся зрительный стимул наблюдается только у тех нейронов, которые обнаруживают общую селективную чувствительность к параметрам зрительного стимула. Полагают, что эффект синхронизации нейронной активности на частоте гамма-колебаний, возникающий в составе неспецифической реакции активации, выполняет функцию сенсорной группировки, необходимой для процесса восприятия, или интеграции нейронов в общую функциональную систему, которая обеспечивает выполнение определенного сенсомоторного акта.

Новый взгляд на механизм ритмической активности нейронов связан с открытием разнопороговой кальциевой проводимости. В работах Р. Ллинаса установлено, что **высокопороговые кальциевые каналы** в основном представлены на дендритах, тогда как низкопороговые локализованы преимущественно на соме клеток. Оптимальными условиями для срабатывания **низкопороговых кальциевых каналов** являются гиперполяризационные изменения мембранного потенциала. Высокопороговые кальциевые каналы реагируют на возбуждающий сигнал, если он приходит на фоне деполяризации ее мембранного потенциала. А то, что разнопороговые кальциевые каналы представлены на одном нейроне, определяет его способность генерировать ритмическую активность в двух частотных диапазонах. Переход от генерации ритма в одном частотном диапазоне к другому связан со сменой локуса активации кальциевых каналов на нейроне. Выбор каналов для активации определяется уровнем мембранного потенциала. Два режима генерации ритмической активности в зависимости от уровня мембранного потенциала описаны для нейронов таламуса. Если клетка слегка деполяризована, то она работает на частоте 10 Гц, а если она гиперполяризована, то разряжается пачками спайков с частотой 6 Гц.

Особая роль в генезе корковых 40-герцевых ритмов принадлежит интраламинарным ядрам таламуса и особенно *n. centralis lateralis* (*nCL*). В *nCL* выделены нейроны, которые во время бодрствования и быстрого сна разряжаются пачками спайков с необычно высокой частотой потенциалов действия внутри пачки (800–1000 Гц). Частота следования пачек составляет 20–80 Гц, она регулируется величиной сдвига мембранного потенциала в сторону деполяризации. Чем он больше, тем выше частота осцилляций. Генерацию интраламинарными ядрами 40-герцевого ритма связывают с появлением у них резонансного состояния, которое обеспечивает широкое распространение гамма-колебаний по коре. Клетки *nCL* приспособлены как к генерации 20-40-герцевого ритма во время активного бодрствования, так и 7–10-герцевого во время сонных веретен.

Ряд авторов высказывают предположение о причастности к генерации гамма-колебаний и ретикулярного ядра таламуса (*n.Ret*). В нем обнаружены нейроны с потенциалзависимым пейсмекерным механизмом. Они генерируют ритмическую активность в виде одиночных потенциалов действия, следующих с частотой около 40 Гц и имеют ГАМК-ергические синапсы на нейронах других ядер таламуса. *n.Ret* плотно иннервировано моноаминергическими и холинергическими афферентами. Из-за стратегической позиции *n.Ret* — на выходе к коре — предполагают его

ключевую роль в генезе и распространении гамма-колебаний, которые связаны с состоянием фокусированного внимания.

Усиление 40-герцэвого ритма в коре имеет холинергическую природу так же, как и реакция ЭЭГ-десинхронизации. *Холинергические системы* распространяют свою модуляцию во время бодрствования и быстрого сна. Это два состояния, при которых быстрые кортикальные ритмы присутствуют в коре. Стимуляция мезопонтийных холинергических ядер вызывает отчетливое появление в таламо-кортикальной системе 40-герцевых осцилляций. Данный эффект опосредован мускариновыми рецепторами неокортекса.

Передача информации о сенсорных сигналах осуществляется в результате согласованного взаимодействия специфической и неспецифической систем мозга. На уровне таламуса специфическая система представлена релейными специфическими и ассоциативными ядрами, неспецифическую систему образует несколько групп ядер. Неспецифические нейроны таламуса, так же как и стволовой РФ, получают прямой вход не от сенсорных органов, а лишь от коллатералей специфических путей.

> Слияние двух потоков сигналов от специфической и неспецифической систем — необходимое условие для восприятия и осознания стимула.

Активирующие влияния от неспецифической системы сходятся со специфическими на клетках коры. Слияние этих двух потоков — необходимое условие для восприятия и осознания действующего стимула. Изучение нейронной активности неспецифического таламуса у человека показало, что опознание буквы и цифры в трудных условиях наблюдения происходит, если реакция этих нейронов длится не менее 300 мс. Анализ вызванных ЭЭГ-потенциалов на предъявление осознаваемых и неосознаваемых слов показал, что неосознаваемый стимул вызывает более диффузную и более слабую активацию коры больших полушарий, чем слово, которое осознается (см. главу 12).

В какой мере стволовая РФ непосредственно оказывает активирующее влияние на кору? Утверждение, что РФ среднего мозга имеет прямой выход на кору и поэтому прямо влияет на проведение сигнала в коре, основано на косвенных доказательствах, полученных в поведенческих и физиологических опытах. Так, показано, что высокочастотная электрическая стимуляция (100–300 Гц) РФ ствола вызывает снижение сенсорных порогов, в том числе порога временной дискретности. В опытах, выполненных на кошках и обезьянах при предъявлении парных вспышек света, после ретикулярной стимуляции в зрительной коре ВП возникал на каждую вспышку при интервале между ними в 50 мс, тогда как до раздражения обе вспышки воспринимались слитно, что подтверждалось появлением не двух, а одного ВП. В других экспериментах у обезьяны с хорошо выработанным инструментальным рефлексом высокочастотная электрическая стимуляция мезенцефалической РФ увеличивала количество правильных реакций выбора изображений нужного предмета при очень коротком времени его экспозиции, а также значительно сокращала латентное время самой реакции.

Однако никогда не были точно показаны анатомические связи стволовой РФ с корой. Вместе с тем данные об основных медиаторных системах мозга позволяют предположить холинергическую основу реакции активации. В мозге выделено четыре основных медиаторных системы: **ДА-ергическая**, **НА-ергическая**, **серотонинергическая** и **холинергическая**. Кора получает широкие проекции от дофаминер-

гических, норадреналинергических и серотонинергических афферентов. Но эти системы не обнаружили корреляции с ЭЭГ-активацией, вызываемой электрическим раздражением РФ среднего мозга. Увеличение кортикальной активации связано с увеличением высвобождения ацетилхолина (АХ) в коре. Таким образом, неспецифическая система ствола мозга действует на кору через холинэргические афференты. Конечное звено корковой активации холинергично и представлено мускариновыми (М-) рецепторами нейронов коры, реагирующими на АХ.

Это доказывает локальное приложение АХ к коре, которое оказывает возбуждающее действие примерно на 50% корковых нейронов и которое блокируется атропином, избирательно действующим на М-рецепторы. Установлено, что сенсорное раздражение разной модальности увеличивает количество высвобождающего АХ из нейронов коры. Наоборот, с деафферентацией животного уменьшается содержание свободного АХ в коре. Увеличение количества АХ в жидкости, омывающей поверхность коры, отмечается во время ЭЭГ-активации. Наркоз снижает выход АХ, одновременно блокируя ЭЭГ-активацию. Кроме того, активация коры при парадоксальном сне также связана с увеличением содержания АХ в коре.

8.3.2. Базальная холинергическая система переднего мозга

Недавно было показано, что магноцеллюлярные нейроны, содержащие АХ и локализованные в базальном переднем мозге (БПМ; *Basal Forebrain*), моносинаптически проецируются на кору. Они участвуют в регуляции сна (см. главу 13) и бодрствования и причастны к возникновению реакции активации. Холинергическая часть переднего мозга в основном представлена базальным ядром Мейнерта (*n. basalis — NB*).

Нейроны холинергической системы переднего мозга регулируют уровень бодрствования и механизмы избирательного внимания к значимым стимулам.

Электрическая стимуляция базального ядра (*NB*) и *SI* (*substancia innominata*) высвобождает в коре АХ у наркотизированной крысы и увеличивает кровоток в коре. Эффект блокируется антагонистами мускариновых рецепторов, т. е. существует холинергическая иннервация сосудов коры, которая обусловливает их расширение. Активирующая система холинергических нейронов переднего мозга представлена нейронами, связанными с бодрствованием. Уровень их возбуждения меняется параллельно с поведенческой активностью животного. Частота их спайковых разрядов увеличивается во время бодрствования и особенно во время движения, а также в парадоксальном сне. В медленном сне их активность уменьшается. При этом, как и в таламусе, режим одиночных потенциалов действия сменяется пачечной активностью.

Состояние нейронов БПМ, связанных с бодрствованием, находится под контролем неспецифических систем активации среднего мозга и моста через глутаматовые рецепторы, а также со стороны заднего латерального гипоталамуса, который также имеет проекцию на кору и принимает участие в ЭЭГ- и поведенческой активации. На нейроны бодрствования БПМ конвергируют серотонинергические нейроны дорзального ядра шва (*n. Raphe*) и клетки синего пятна (*locus coeruleus*), вызывающие их инактивацию. Кортикальные проекции на БПМ сравнительно ограниченны, их мало от первичных сенсорных и моторных областей. Большинство их идет от орбитофронтальной, инсулярной и особенно из префронталь-

ной коры. Кортикофугальные влияния на БПМ идут по мультисинаптическим путям через стриатум и прилегающее ядро (*n. accumbens*).

Концепция холинергических нейронов БПМ как источника кортикальной активации, поддерживающего бодрствование, должна быть дополнена представлением о существовании специального холинергического механизма, обеспечивающего дополнительное высвобождение АХ в локальных участках коры, которые реагируют на стимулы, связанные с подкреплением. Такое заключение основано на том, что значительная часть нейронов БПМ реагирует активацией на условные раздражители, связанные с наградой, и не реагирует на условные сигналы наказания. Таким образом, одна из функций базальной холинергической системы мозга — обеспечение избирательного внимания к значимым стимулам.

Предполагается, что дефицит когнитивных функций, наблюдающийся при болезни Альцгеймера, которую связывают с поражением холинергической системы БПМ, опосредован нарушением именно механизма избирательной активации. Фармакологическое отключение БПМ у животных вызывает нарушение поведения. Животные теряют способность выполнять ранее приобретенные навыки, включая прохождение различных лабиринтов и заученное пассивное и активное избегание.

Создавая локальную активацию в коре, холинергические нейроны БПМ, по-видимому, взаимодействуют с таламо-кортикальной неспецифической системой. Показано, что, помимо прямого влияния на кору, холинергические нейроны бодрствования БПМ проецируются к ограниченному количеству таламических ядер, которые на уровне коры создают свои локальные очаги активации. Благодаря двойному пути влияний холинергических нейронов на кору создаются условия для регуляции и усиления локальных реакций активации, определяемых механизмом таламо-кортикальной неспецифической системы. Холинергические активирующие влияния из БПМ распространяются также на лимбическую систему, в частности на гиппокамп, вызывая *гиппокампальный тета-ритм* — признак настораживания и активации животного.

В БПМ функция регуляции активации сосуществует с функцией управления сном. Активирующая холинергическая система БПМ находится под тормозным контролем собственного гипногенного механизма. Кроме того, холинергическая система БПМ находится под контролем со стороны медиальной преоптической области и переднего гипоталамуса, которые рассматриваются как самостоятельные гипногенные системы.

8.3.3. Каудо-таламо-кортикальная система

К регуляции уровня активности организма имеют отношение и базальные ганглии. Другое их название — **стриопаллидарная система**, которая представляет собой комплекс нервных узлов, центрально расположенных в белом веществе больших полушарий головного мозга.

Мысль о причастности стриопаллидарной системы к регуляции функционального состояния впервые была высказана в 1960-е гг. Н. Бухвальдом и М. Деметреску, которые, опираясь на эксперименты с регистрацией ЭЭГ, предположили существование в хвостатом ядре стриопаллидума самостоятельных активирующей и тормозной систем. В связи с этим стали говорить о роли хвостатого ядра в регуляции уровня «готовности», «внимания» и «бодрствования».

Позже, в 1970-х гг., С. Гросберг внес уточнение в понимание связи стриопаллидума с активацией, высказав мысль о причастности стриарных ядер к регуляции активационных процессов в мозге в связи с требованиями, поставленными в задаче, которую необходимо решить, или поведением, которое должно быть реализовано. С. Гросберг видел в этом основу для нейрофизиологического механизма произвольного внимания. Данный механизм обеспечивает избирательную готовность афферентного, ассоциативного и эфферентного звеньев для выполнения конкретного целенаправленного поведения.

Стриопаллидарная система обеспечивает избирательную готовность афферентного, ассоциативного и эфферентного звеньев для выполнения конкретного целенаправленного поведения.

В 1980-е гг. эта идея получила развитие в работах Н. Ф. Суворова и О. П. Таирова. Они считают, что любому состоянию человека или любому виду деятельности соответствует своя картина распределения активации по участкам неокортекса, которую можно наблюдать по ЭЭГ. При этом ведущая роль в формировании избирательной активации коры, определяющей избирательность восприятия и действий, принадлежит стриопаллидарной системе, которая сама находится под контролем коры. Именно последняя распределяет активационные ресурсы мозга, которые не безграничны. Большое количество экспериментальных данных позволяет предполагать, что ключевой структурой базальных ганглиев является **неостриатум**, или **хвостатое ядро** (*n. caudatus*). Он находится под контролем коры, получая проекции практически от всех ее зон. С другой стороны, уровень активности стриатума находится под влиянием активности систем подкрепления, так как на нем конвергируют проекции дофаминергических и норадреналинергических структур ствола мозга, представляющих системы положительного и отрицательного подкрепления.

Выходы стриатума участвуют в регуляции мышечного тонуса через нисходящие пути в спинной мозг и в распределении восходящей в кору неспецифической активации. Последнее достигается через влияние стриатума на таламус, который выполняет функцию контролируемого стриатумом фильтра, стоящего на пути восходящей к коре неспецифической активации. В результате влияния стриатума на таламус картина распределения активации в нем соответствует мотивационному возбуждению и кортикофугальным сигналам, поступающим в стриатум. На уровне коры взаимодействие различных модулирующих систем трансформируется в распределение очагов активации по мозгу, отвечающее требованиям поставленной задачи и реализации целенаправленного поведения.

8.3.4. Модулирующие нейроны

В нервной системе выделена особая группа клеток — **модулирующих нейронов**, которые сами не вызывают реакции, но регулируют активность других нейронов. Они образуют контакты с другими нейронами типа «синапс на синапсе». Модулирующие нейроны причастны к регуляции *болевой чувствительности*. Схема взаимодействия модулирующего нейрона с сенсорным, проводящим сигналы о болевом раздражении, можно представить следующим образом. Передача болевых сигналов в головной мозг на уровне синапса осуществляется с помощью вещества *P*, которое находится под контролем нейропептидов, подавляющих болевые сигналы. В задних рогах спинного мозга имеются вставочные модулирующие

нейроны, выделяющие нейропептид — энкефалин, которые образуют синапсы на аксонных окончаниях болевых нейронов. Энкефалин тормозит выход вещества *P*, что уменьшает возбуждение постсинаптического нейрона, посылающего в головной мозг сигналы о боли.

Функции модулирующих нейронов наиболее хорошо изучены на моллюсках. Показана причастность модулирующих серотонинергических нейронов виноградной улитки к регуляции состояния организма. Улитку, которая ползала по шару, плавающему в воде, в течение 8 дней подвергали сильному электрическому раздражению без сочетания с тестирующим стимулом — слабым тактильным раздражением. Это увеличивало величину реакции улитки на тактильный стимул — втягивание глазных щупалец. Эффект сохранялся в течение многих дней. Однако он проявлялся только в той обстановке, в которой применялось болевое раздражение (на шаре в воде) и отсутствовал, когда улитка тестировалась в других условиях — на стеклянной крышке аквариума. Применение нейротоксина, избирательно нарушающего работу серотонинергических нейронов, устраняло его проявление. Это одна из форм долговременной сенситизации, проявляющая себя как обстановочный условный рефлекс и требующая участия модулирующих серотонинергических нейронов. Предполагается, что данный обстановочный условный рефлекс реализуется на входах модулирующих нейронов, которые являются нейронами «состояния».

Модулирующие нейроны участвуют в процессе научения (см. главу 15), изменяя проводимость синапса на пресинаптическом уровне. Эффект **пресинаптической пластичности**, создаваемый модулирующими нейронами, может быть начальным звеном в цепи событий, приводящих к пластической модификации поведения, связанной с выработкой условных рефлексов. Безусловное подкрепление как очень сильный раздражитель нейрона также возбуждает модулирующие нейроны и тем самым инициирует процесс пресинаптических изменений. За начальным этапом пластических изменений следует этап клеточных и молекулярных преобразований нейронов, характеризующий ассоциативное обучение.

> Модулирующие нейроны, регулирующие активность других нейронов, участвуют в процессе научения, изменяя проводимость их синапсов на пресинаптическом уровне.

Однако пресинаптическое облегчение, создаваемое модулирующими нейронами, может возникать и вне ситуации ассоциативного обучения только за счет активации модулирующих нейронов сильными сенсорными раздражителями. Группа американских ученых Колумбийского университета, руководимая Эриком Кэнделом, рассматривает его как результат «премодулирующего совпадения», которое на пресинаптическом уровне повышает проводимость, а само это повышение зависит от активности. Другое название этого явления — **сенситизация**, или неассоциативное обучение. Оно отличается от ассоциативного обучения, основанного на «препостсинаптическом совпадении» (рис. 8.1). В 2000 г. Эрик Кэндел стал лауреатом Нобелевской премии за открытия, касающиеся передачи сигнала в нервной системе.

Эффект пресинаптического облегчения с участием модулирующих нейронов хорошо изучен при формировании оборонительного рефлекса у виноградной улитки. Внутриклеточная стимуляция ее модулирующих нейронов, которые представлены пулом серотонинергических клеток педального ганглия, вызывает

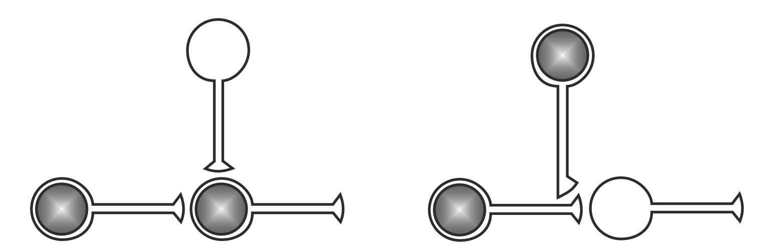


Рис. 8.1. Два механизма изменения силы связи между нейронами. Один требует совпадения активности пресинаптического и постсинаптического нейронов во времени (два нейрона, расположенные горизонтально). Другой механизм основан на совпадении активности пресинаптической клетки и модулирующей (левый горизонтально и вертикально расположенные нейроны). Нейроны, участвующие в научении, заштрихованы [по Э. Кэнделу и Р. Хокинсу, 1992]

в командном нейроне оборонительной реакции появление деполяризационной волны и увеличение амплитуды суммарного ВПСП. Эти изменения превращают сенсорное *подпороговое раздражение* командного нейрона в пороговое, что выражается в появлении у него спайковой активности.

Описано два механизма длительного пресинаптического облегчения (фасилитации) под влиянием серотонина за счет фосфорилирования белков двух типов ионных каналов: кальциевых и калиевых (рис. 8.2).

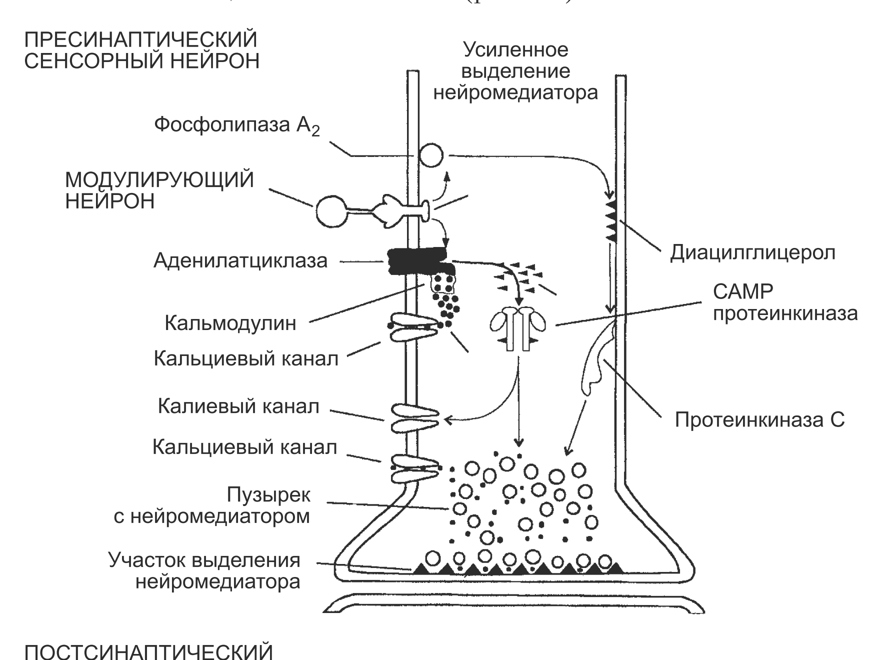


Рис. 8.2. Схема молекулярных реакций в пресинаптическом нейроне под влиянием возбуждения модулирующего серотонинергического нейрона — научение, зависимое от активности [по Э. Кэнделу и Р. Хокинсу, 1992]

Участие **кальциевых каналов** в механизме повышения проводимости через синапс выглядит следующим образом. Во время потенциала действия ионы кальция и натрия входят в клетку, а ионы калия выходят из нее. Когда нейрон находится в активном состоянии, в нем увеличивается уровень содержания ионов кальция. Кальций, вошедший в клетку, действует на нее после того, как связывается с белком — кальмодулином. Этот комплекс так же, как и серотонин, активирует аденилатциклазу. За счет двойного воздействия на нее резко увеличивается образование САМР из аденозинтрифосфата (АТФ), который служит в клетке универсальным источником энергии для биохимических процессов; САМР действует как вторичный посредник и активирует протеинкиназу. Протеинкиназа фосфорилирует *рецепторные белки* кальциевых каналов (присоединяет к ним фосфор). Это переводит кальциевые каналы в активное состояние — в клетку входит больше кальция, что увеличивает выделение из нее медиатора. Одновременно протеинкиназа фосфорилирует белки **калиевых каналов**, что ведет к уменьшению проводимости для ионов калия, т. е. к уменьшению калиевого тока, что ограничивает калиевую гиперполяризацию, следующую за ВПСП и потенциалом действия. Таким образом, потенциал действия продлевается, а это, в свою очередь, увеличивает продолжительность активного состояния кальциевых каналов.

Особую функцию в модуляции возбудимости нервной системы выполняют **пейсмекерные нейроны** (см. главу 1). Будучи активированными, они своими длительными, ритмическими разрядами могут повышать проводимость сигнала через синапс. Открыт специальный тип пейсмекерных нейронов в таламусе, генерирующих разряды на частоте гамма-колебаний, которые отражают колебания кальциевого тока на дендритах клеток таламуса и которые, по-видимому, обеспечивают синхронизацию активности у групп нейронов, объединенных общими резонансными свойствами.

Дополнительная литература

Данилова Н. Н. Функциональные состояния: механизмы и диагностика. М.: Изд-во МГУ, 1985.

Данилова Н. Н. Психофизиологическая диагностика функционального состояния. М.: Изд-во МГУ, 1992.

Данилова Н. Н. Психофизиология. М.: Аспект Пресс, 1998.

Кэндел Э., Хокинс Р. Биологические основы обучения и индивидуальности // В мире науки. 1992. № 11–12. С. 43–51.

Суворов Н. Ф., Таиров О. П. Психофизиологические механизмы избирательного внимания. Л: Наука, 1985.

Глава 9
ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ВНИМАНИЯ

Проблема внимания имеет древнюю историю, уходящую к Аристотелю, который рассматривал этот феномен как сужение диапазона чувств.

Первое и самое распространенное психологическое определение внимания дал У. Джемс в 1890 г.: «Каждый знает, что такое внимание. Это овладение разумом в чистой и яркой форме только одним из многих одновременно представленных объектов или одной мыслью из целой череды мыслей». Конечно, это определение внимания нельзя отнести к строгому научному определению, в котором, с одной стороны, должен быть показан уровень знаний о внимании, а с другой — обозначены направление и методы его исследования. Как термин, относящийся к определенному психологическому феномену, **внимание** прочно вошло в повседневную речь, и с обыденной точки зрения мы хорошо понимаем его значение. Каждый на основании своего повседневного опыта знает, что наше внимание может быть привлечено к какому-то одному внешнему событию из большого количества одновременно протекающих событий, что мы можем сосредоточить внимание на какой-то своей мысли, идее или выбрать определенное действие. Поэтому в определениях Аристотеля и У. Джемса и всех последующих исследователей подчеркивается основная характеристика внимания — *избирательность*, или селективность, в активности организма. Однако, несмотря на, казалось бы, полную очевидность феномена внимания, общепринятого научного определения внимания к настоящему времени нет. Причин этому несколько.

> В определениях Аристотеля и У. Джемса и всех последующих исследователей подчеркивается основная характеристика внимания — избирательность, или селективность, в активности организма.

> Одни ученые рассматривают внимание как самостоятельный психический процесс, а другие — как одну из характеристик взаимодействия психических процессов.

Одной из основных причин отсутствия общепринятого определения внимания является неоднозначное отношение к этому феномену со стороны ученых. Одни ученые рассматривают внимание как самостоятельный психический процесс, а другие — как одну из характеристик взаимодействия психических процессов.

Сторонники первой точки зрения выделяют разные формы внимания — *сенсорное* (зрительное, слуховое, тактильное и т. п.), *моторное*, *интеллектуальное* и *эмоциональное*. Вторая точка зрения становится все более распространенной — внимание не имеет собственного продукта или своего особого содержания; это в первую очередь динамическая характеристика протекания познавательной деятельности.

Другая причина отсутствия общепринятого определения внимания кроется в методологических подходах к изучению поведения и деятельности. Сейчас уже никто не сомневается в том, что человек активен в своей деятельности, т. е. на основании своего индивидуального опыта он предвосхищает текущие события внешнего мира, целенаправленно взаимодействует с ними и обучается новым формам взаимодействия с внешним миром, формируя свой индивидуальный опыт. Но субъекты с активным отношением к внешнему миру и жизни, добровольно участвовавшие в экспериментах, в постановке задачи, в методах экспериментального исследования и построенных на результатах исследований теоретических моделях выступают у целого ряда исследователей как некое пассивное и неизменное машиноподобное образование, принимающее и обрабатывающее информацию для того, чтобы совершить то или иное действие. Такие представления в явной или скрытой форме являют собой продолжение традиций картезианского линейного детерминизма.

Проблемы внимания, которые возникли в общей и когнитивной психологии, возникают и в психофизиологии. Перед психофизиологами встает вопрос: *что именно изучать в активности мозга, что могло бы быть связано с вниманием?* Практически все экспериментальные исследования внимания в психологии, в том числе в психофизиологии, до недавнего времени развивались в рамках информационной парадигмы. Согласно этой парадигме, вызванное стимулом возбуждение проходит через последовательные этапы обработки (см., например: [Найссер, 1981]). Рассмотрим некоторые теории или модели внимания, сформулированные в этих исследованиях.

9.1. Теории фильтра

Толчком к построению первых моделей внимания были результаты экспериментов по дихотическому прослушиванию, в которых испытуемый должен избирательно слушать один из двух или нескольких одновременно читаемых текстов. Первые такие эксперименты были проведены в 1950-х гг. Е. Черри. Он приводит пример вечеринки с коктейлями, на которой человек может слушать собеседника и не слышать разговоры других участников. Это *фокусирование внимания*. Иногда этот человек слышит от других беседующих свое имя. Это *разделение внимания*. На основании этого примера Е. Черри ставит ряд вопросов. Как мы можем настроиться на определенный источник информации, оставаясь чувствительными к значимой информации от других источников? Как наше внимание может быть сфокусировано и разделено одновременно? С момента появления работ по дихотическому прослушиванию избирательные и произвольные аспекты внимания стали рассматривать с формальных позиций информационной теории. Согласно этим представлениям, нервная система представляет коммуникационный канал (т. е. канал связи!) с ограниченными перцептивными возможностями. Для выбора одного канала информации из множества параллельных каналов в нервной системе предполагалось наличие специальных фильтров.

Первую теоретическую модель внимания, или **модель фильтра**, создал Д. Бродмент. Согласно его модели, информация от рецепторов поступает в центральную нервную систему через множество параллельных сенсорных каналов связи. Однако нервная система, несмотря на множество входов, может работать

как одиночный коммуникационный канал с ограниченными возможностями. Поэтому на входах этого канала осуществляется операция селекции, т. е. выбирается определенная сенсорная информация. Селекция не совсем случайна. Селективный фильтр может быть настроен на принятие желаемой информации. Предполагается, что в мозге есть нейронная репрезентация информации, которая контролирует работу фильтра по физическим признакам, например по интенсивности, высоте и пространственной локализации звука. Для всей остальной информации фильтр блокирует входы, но эта невостребованная информация какое-то время хранится в блоке кратковременной памяти, который находится перед фильтром. Первоначально невостребованная информация из блока кратковременной памяти может пройти через коммуникационный канал, если произойдет сдвиг селективного процесса с одного класса сенсорных событий на другой. Схема Д. Бродмента не отвечает на вопрос, поставленный еще Е. Черри: почему мы переключаем внимание на какой-либо сенсорный вход, если не знаем, что на него поступило?

Ответ на этот вопрос может быть получен в рамках **модели А. Трейсман** (Treisman). В ее модели постулируется двухстадийная фильтрация. Весь поток информации, как и в предшествующей модели, поступает в организм через множество параллельных каналов. На некотором уровне нервной системы находится 1-й фильтр, где происходит выделение по физическим свойствам (громкость, высота, позиция в пространстве, цвет, яркость и т. д.) одного из каналов, по которому сигналы проходят беспрепятственно, и одновременно происходит ослабление сигналов по другим каналам. Ослабленные и неослабленные сигналы проходят через 2-й фильтр — логический анализатор (словарь), который представлен специализированными нейронами. Активность каждого такого нейрона связана с определенным словом, составляющим словарь индивида, и приводит к осознанию субъектом слов. Эти нейроны активируются неослабленными сигналами, а некоторые из них с достаточно низким порогом чувствительности могут быть активированы и ослабленными сигналами.

В модели Дж. Дойч и Д. Дойч фильтр в явной форме отсутствует. Согласно их модели, все сигналы доходят до логического анализатора, где каждый из них анализируется на предмет специфичности. Чем важнее сигнал для организма, тем более выражена активность нейронов логического анализатора, на которые он поступил, вне зависимости от его исходной силы. Важность сигнала оценивается на основе прошлого опыта. Работа логического анализатора не контролируется сознанием. Осознается только информация, выходящая из него.

9.2. Проблема внимания в традиционной психофизиологии

9.2.1. Теории вызванного внимания

Общая идея теорий фильтра заключается в том, что на пути прохождения электрических импульсов (возбуждения) по нервным волокнам от рецепторов, подвергшихся воздействию внешних раздражителей, до коры имеет место механизм, отфильтровывающий эти импульсы. Нейро- и психофизиологи в своих исследованиях мозговых механизмов внимания взяли на вооружение эту идею. Многие экспериментальные исследования были направлены на изучение судьбы афферент-

Общая идея теорий фильтра заключается в том, что на пути прохождения от рецепторов, подвергшихся воздействию внешних раздражителей, до коры имеет место механизм, отфильтровывающий эти импульсы.

ных возбуждений, вызванных тем или иным сенсорным раздражением в ситуации привлечения внимания к этому раздражению или при отвлечении от него внимания.

Исследователи рассуждали следующим образом. Существуют морфологически выделяемые афферентные пути — от рецепторов до коры головного мозга. Эти пути имеют синаптические переключения в ядрах ствола головного мозга и в коре. Существуют эфферентные пути от коры и ретикулярной формации ствола мозга к ядрам, где происходит переключение афферентных путей. Известно, что потенциалы действия или возбуждения, идущие по эфферентным путям, могут изменять синаптическую передачу афферентных возбуждений. Следовательно, процесс фильтрации в виде торможения возбуждений по некоторым афферентным волокнам происходит на этапах переключения этих путей в релейных ядрах. При этом допускалось, что показателем торможения является уменьшение импульсной активности нейронов этих ядер, что должно сопровождаться уменьшением их суммарной активности, регистрируемой в виде вызванных потенциалов (ВП). Несомненно, что из сказанного выше следует однозначный вывод: поскольку внимание проявляется через избирательное торможение в определенных сенсорных каналах, то, следовательно, животное *заранее знает*, что они не соответствуют ситуации.

Результаты первых исследований подтвердили эти предположения. В известных экспериментах Р. Эрнандец-Пеона [1979] предъявления «незнакомого» звукового щелчка вызывали у кошки ориентировочное поведение в виде *заинтересованности* этими щелчками и большие по амплитуде вызванные потенциалы (ВП) в улиточном ядре. Дальнейшие однообразные предъявления этого щелчка приводили к *угашению внимания к щелчкам* (**привыканию**, или **габитуации**), что сопровождалось сначала исчезновением ориентировочного поведения (кошка засыпала) и лишь через длительный промежуток времени уменьшением амплитуды ВП вплоть до его исчезновения. Если звук щелчка, внимание к которому было угашено, внезапно изменяли (изменяли громкость, локализацию или тембр), то кошка пробуждалась (**дисгабитуация**), а в корковых и в подкорковых областях увеличивалась амплитуда ВП.

В других опытах Р. Эрнандец-Пеоном и его последователями было показано, что ВП на сенсорные сигналы в коре и подкорковых образованиях уменьшаются и у кошек, и у людей по амплитуде при отвлечении внимания от этих сигналов. Отвлекающим фактором для кошек могли быть запах пищи, появление в поле зрения мыши или крысы, писк крысы, электрокожное раздраженние. У человека также уменьшалась амплитуда ВП в слуховой коре, если внимание от раздражителей отвлекали тем, что он решал какие-либо задачи, читал или вспоминал события своей жизни.

Казалось, что проблема фильтров близка к разрешению — повышение внимания к сигналу сопровождается усилением связанного с ним афферентного потока, и, наоборот, угашение внимания к сигналу ослабляет этот поток. В частности, было выдвинуто предположение, что угашение и отвлечение внимания связаны с активностью ретикулярной формации, участвующей в блокаде афферентных возбуждений. Однако в других лабораториях, где проводились аналогичные исследова-

ния, не было обнаружено каких-либо закономерных изменений амплитуды ВП в слуховых путях на щелчки, к которым предварительно было угашено внимание. Так, у кошек в правом и левом слуховых ядрах и даже в разных точках одного ядра исследователи наблюдали разнонаправленные изменения амплитуды ВП, неоднозначные изменения наблюдались также в амплитуде корковых ВП. Более того, как показали исследования Л. Г. Воронина и Е. Н. Соколова, если интенсивность сигнала, к которому было выработано привыкание (т. е. фильтры не должны пропускать от него афферентное возбуждение), внезапно снизить до порогового уровня, то наблюдается дисгабитуация со всеми ее проявлениями. На основании этих данных уже невозможно утверждать, что невнимание к сигналу осуществляется через блокаду афферентных возбуждений где-то на этапах их синаптических переключений. Вместо него было выдвинуто предположение о том, что все афферентные возбуждения поступают в центр. На последнем предположении построена теория **нервной модели стимула** Е. Н. Соколова (подробнее см. главу 10).

Согласно этой теории, в процессе привыкания к внешним раздражителям в коре формируется нервная модель стимула, в которой фиксированы все параметры знакомого комплекса раздражителей. Такая модель, по мнению Е. Н. Соколова, обеспечивает высокий уровень внимания, поскольку позволяет воспринимать информацию от рецепторов, возбужденных знакомыми раздражителями, за более короткое время и более надежно, чем возбуждения от малознакомых раздражителей. Возбуждения, поступившие в центр от незнакомого раздражителя, оказываются несогласованными с существующей нервной моделью, в результате чего формируется *ориентировочное поведение*, которое можно рассматривать как внимание, направленное на этот раздражитель.

Развивая теорию о нервной модели стимула, Р. Наатанен предположил возможность формирования трех различных типов нервных моделей стимула. Одна из них — «пассивная», или непроизвольная, модель стимула — формируется после многократного предъявления стимула («стандартный» стимул) даже при отвлечении от него внимания и сохраняется в течение примерно 5 с. Если в пределах этого интервала предъявляется «отклоняющийся» стимул, который отличается по физическим характеристикам от часто предъявляемого «стандартного» стимула, то происходит рассогласование приходящих от этого «отклоняющегося» стимула афферентных возбуждений с нервной моделью «стандартного» стимула. В электрической активности мозга, а именно в *связанных с событием потенциалах* (ССП), это рассогласование проявляется в виде негативной волны, получившей название *негативность рассогласования* (НР). НР развивается через 100 мс после предъявления стимула и длится около 250 мс. Чем больше разница между «стандартным» и «отклоняющимся» стимулами, тем больше амплитуда НР. Процесс рассогласования не осознается, но он может привлечь внимание субъекта к изменениям в последовательности предъявляемых стимулов. Предполагается, что НР является необходимым, но не достаточным условием для осознанного восприятия изменений в стимуле.

В случаях привлечения внимания к стимулу, например, когда испытуемый должен считать какой-то редкий стимул на фоне более частых, у него формируется «активная», или произвольная, нервная модель часто предъявляемого стимула. Время существования этой модели определяется тем, насколько долго испытуемый сохраняет внимание к выполняемой задаче. Данная модель является своего

рода стандартом, с которым сравниваются поступающие от стимулов афферентные возбуждения. Афферентные возбуждения от редкого сигнала вызывают процесс рассогласования, который и обеспечивает узнавание редкого сигнала. В ССП процесс рассогласования с «активной» моделью сопровождался негативным колебанием Н-2, которое состояло из НР и дополнительного негативного колебания Н-2б. Чем больше выражены рассогласования афферентных возбуждений от стимула с пассивной или активной моделями, тем больше амплитуда соответствующих волн. На основании этих данных авторы считают, что пассивная и активная модели существуют одновременно и обеспечиваются активностью нейронов разных областей мозга.

Когда вероятность появления стимула, который нужно обнаружить (его еще называют целевым стимулом), возрастает до определенного уровня, то уже формируется нервная модель именно этого стимула. Авторы называют эту модель **«следом внимания»**, поскольку она формируется и поддерживается стимулом, к которому привлечено внимание. «След внимания» существует только тогда, когда у субъекта актуализирован ясный образ целевого стимула. Распознавание целевого стимула в этом случае происходит за счет процесса согласования поступающих от него афферентных возбуждений с его же нервной моделью. Развивающаяся во время этого процесса негативная волна, или негативность, по-видимому, связана с обработкой информации. Эта волна начинается на нисходящем фронте Н-1 и продолжается в течение нескольких сотен миллисекунд. Чем больше афферентные возбуждения от целевого стимула соответствуют «следу внимания», тем большую амплитуду и длительность имеет эта волна.

Итак, в основе модели внимания Р. Наатанена лежит нервная модель стимула, которая представляет собой репрезентированный в нейронных системах образ определенного стимула. Сопоставление афферентных возбуждений от стимула с моделью осознанно или неосознанно ожидаемого стимула характеризует внимание и проявляется в негативном отклонении компонентов ССП. В настоящее время НР как показатель уровня внимания внедряется в клиническую практику.

В других теориях внимания, разрабатываемых в рамках информационной парадигмы, внимание определяется как процесс, лежащий в основе селекции и организации доступной информации для соответствующего ответа. Авторы связывают последовательность этих процессов с последовательными компонентами ССП: ранние позитивные компоненты ССП отражают регистрацию и анализ приходящей информации; внимание, осуществляющее селекцию этой информации, отражается в развивающейся вслед за позитивным компонентом негативной волне; поздняя позитивная волна отражает процесс выбора ответа.

Недостатки теорий вызванного внимания. В описанных выше информационных моделях и концепциях внимания в основном рассматривается зависимость афферентных возбуждений от внешних источников, внимание к которым, по условиям эксперимента, привлекается или, наоборот, отвлекается. При этом авторы учитывают в своих теориях экспериментально доказанные факты влияния на нейроны релейных ядер, где эти афферентные возбуждения переключаются, и на рецепторные образования эфферентных возбуждений от корковых, подкорковых и стволовых структур мозга. Именно эфферентные возбуждения из центральных структур, отражая собой индивидуальный опыт, и обеспечивают работу фильтров.

Эти теории рассматривают внимание как механизм, вызванный внешними источниками, которые, по сути, являются строго определенными звуками или зрительными изображениями (иногда иллюзиями), навязанными экспериментальной ситуацией, применительно к которой только и имели смысл получаемые результаты. Но совершенно очевидно, что объектом внимания могут быть не только эти источники. Уже У. Джемс в конце XIX в. выделял как внешние (объекты и события в окружающей среде), так и внутренние (память и знания) источники, к которым привлекается внимание. Однако внимание к внутренним источникам вряд ли можно объяснить, используя гипотетический механизм последовательной обработки информации.

Эффекты внимания определяются обучением и тренировкой.

С помощью только этого механизма невозможно объяснить и другой важный факт, который долго игнорировался в когнитивной психологии, а именно: эффекты внимания определяются обучением и тренировкой.

Неэффективное выполнение какой-либо задачи на внимание свидетельствует об отсутствии навыка в выполнении этой задачи. Так, известный психолог Н. Морей, исследовавший внимание и многократно участвовавший как испытуемый в экспериментах по дихотическому слушанию, приобрел навык легко обращать внимание на две разные информации, поступающие на левое и правое ухо, понимать и запоминать их. В других экспериментах испытуемые научались выполнять две деятельности одновременно: это записывание слов под диктовку и чтение про себя (Найссер, 1981).

9.2.2. Теории предваряющего эффекта

Другие теории не относят внимание к психическим процессам. Например, У. Джемс и ряд современных ученых (У. Найссер, Д. Хохберг) рассматривают внимание как результат естественных преднастроечных, или предваряющих (*priming*), эффектов (см. главу 6) в континууме деятельности. У. Джемс пишет: «...Еще внимание к воображению воспринимаемого объекта сопровождается некоторым возбуждением чувствительных органов, которые воспринимают этот объект... Имеет место подготовка центров воображения, в которых этот объект представлен... Таким образом... два процесса, сенсорная настройка и формирование воображения (образа), сосуществуют во всех наших конкретных актах внимания» [James, 1950, с. 434]. «При ожидании боя далеких часов наше сознание так переполнено их образом, что каждый момент мы думаем, что мы слышим их долгожданный... звон. То же касается ожидания звуков шагов. Любое движение в лесу является для охотника важным при преследовании дичи. Образ в нашем уме является вниманием; восприятие... наполовину является ожиданием» [там же, с. 442]. Он следующим образом объясняет фокусированное внимание на вечеринке с коктейлями: «Мы понимаем, как мы можем прислушаться к голосу собеседника в гуле голосов, которых мы не замечаем, хотя они громче того, который мы слышим. Каждое слово мы ожидаем на основе контекста только что произнесенных слов» [там же, с. 450].

«Образ в нашем уме является вниманием.». У. Джемс

Хохберг и Найссер обсуждают внимание с позиций *концепции схем* как пассивный побочный продукт прайминга (эффекта преднастройки). Теории эффекта преднастройки объясняют понимание собеседниками друг друга в зашумлен-

ном зале на вечеринке с коктейлями наличием у них активных схем, в которых имеет место влияние предшествующей обработки сигналов на последующую. Под схемой Найссер понимал структуру действия, равно как и структуру для действия. Он считает, что восприятие реальности как действия возможно лишь благодаря активному предвосхищению свойств этой реальности. Однако это предвосхищение, в свою очередь, требует дополнительной спецификации и коррекции со стороны реального окружения. Поэтому Найссер вводит понятие **перцептивного цикла**, предполагающего активное предвосхищение событий на основе существующих схем и последующую модификацию схем в процессе формирования индивидуального опыта. Схемы являются тем посредником, через которого прошлое оказывает влияние на будущее; уже усвоенная информация определяет, что будет воспринято впоследствии. В организме имеется множество схем, связанных друг с другом сложным образом. Схемы формируются по мере накопления опыта. Благодаря перцептивному научению мы приобретаем способность к восприятию все более тонких аспектов окружения. Факт перцептивного научения предполагает, что в каждый момент времени А1 состояние схемы каким-то образом связано с ее состоянием в предшествующий момент А0.

Если рассматривать восприятие как то, что мы делаем, а не как нечто навязываемое нам, то никакие внутренние механизмы отбора не нужны. Организм активен: он делает одно и оставляет в покое другое.

С биологической точки зрения схема — это часть нервной системы. Это некоторое активное множество физиологических структур и процессов; не отдельный центр в мозге, а целая система, включающая рецепторы, афферентные структуры, центральные прогнозирующие элементы и эфферентные образования.

Внимание — это не что иное, как восприятие; мы выбираем то, что хотим видеть.

Активности, направляемые двумя схемами, могут вступать в конфликты друг с другом или даже оказываться совершенно несовместимыми. То, что происходит в таких случаях, называется **избирательным вниманием**.

Восприятие — это всегда взаимодействие между конкретным объектом или событием и более общей схемой.

Если рассматривать восприятие как то, что мы делаем, а не как нечто навязываемое нам, то никакие внутренние механизмы отбора не нужны. Организм активен: он делает одно и оставляет в покое другое. Найссер приводит в качестве доказательства результаты эксперимента, в котором испытуемый смотрит на экран, на который проецируются одновременно две игры. После тренировки он легко распознает одну игру и полностью игнорирует другую. Ни о каком фильтре здесь не может быть и речи, поскольку обе эти игры отличаются не локализацией или модальностью, а только своей внутренней структурой. Циклическая модель восприятия позволяет легко объяснить эти результаты. Только эпизод, на который обращено внимание, включен в цикл предвосхищения, обследований и сбора информации; в результате только он и воспринимается. Внимание — это не что иное, как восприятие; мы выбираем то, что хотим видеть, предвосхищая структурированную информацию, которая будет при этом получена.

Эти же принципы применимы к избирательному слушанию. Мы выбираем то, что услышим, активно включаясь в процесс восприятия, а не блокируя конкурентные сообщения. *Смещения внимания проявляются не в уменьшении импульса-*

ции соответствующих нервных волокон, как считали раньше, а в самых общих изменениях активности коры.

Что же происходит с игнорируемой информацией? Это будет зависеть от уровня развития навыков индивида.

9.2.3. Проблема внимания в системной психофизиологии

У. Найссер определяет структуру поведения как некоторую организацию нервных процессов, или схему. Он считает, что для организации схемы и способности ее к модификациям «в мозге должны существовать какие-то образования». С позиций развиваемого в настоящее время системно-эволюционного подхода В. Б. Швыркова структура поведения представлена взаимодействующими между собой функциональными системами разной сложности и с разной историей формирования. Эти функциональные системы, в свою очередь, представлены нейронами, локализованными в самых разных областях нервной системы (см. главу 14). Для организации этой структуры не нужно никаких специальных образований в мозге. В основе организации функциональных систем лежит сформированная в процессе эволюции способность живых организмов предвосхищать будущие события на основе предшествующих событий и прогнозировать свои действия на достижение ожидаемого результата. С позиций этого подхода афферентные и эфферентные влияния обеспечивают не приход ограниченной информации в центр и реализацию на ее основе моторных программ, а согласование или взаимодействие систем (межсистемные отношения). В этом плане показательны исследования Ю. И. Александрова (см. главу 14). Исследуя активность ганглиозных клеток сетчатки у кроликов в пищедобывательном поведении, он обнаружил, что эта активность, как и активность центральных нейронов, связана с этапами поведения животного, а не детерминирована зрительными раздражителями. Более того, активность большинства клеток сохраняет связь с этапами поведения даже в случае, когда кролик осуществляет определенное поведение при закрытых специальными светонепроницаемыми колпачками глазах, т. е. при прекращении доступа к ним зрительных раздражителей. Автор связывает этот феномен с включенностью нервных элементов сетчатки глаз в функциональные системы, составляющие индивидуальный опыт животного и обеспечивающие его поведение.

В других исследованиях, проведенных в рамках системно-эволюционного подхода, было показано, что в конфигурации ССП отражаются не информация, поступившая с периферии, не ее последовательная обработка и не моторная программа, а межсистемные отношения. Авторы исходят из того, что взаимодействие субъекта с внешним миром возможно только через активность его систем. Набор реализующихся систем обеспечивает специфику поведения. Однако поведение, одинаковое по специфике, может быть выполнено с высокой или низкой степенью эффективности. В этих случаях говорят соответственно о высоком или низком уровне внимания в поведении. Например, скорость и точность отчетных действий в классических задачах выбора рассматриваются в экспериментальной психологии как показатели уровня внимания. В задачах выбора испытуемому предъявляют в случайной последовательности через определенный интервал времени разные сигналы (например, а, б, б, а, б...). В ответ на предъявленный сигнал ис-

пытуемый в соответствии с инструкцией должен совершить отчетное действие, например быстро нажать кнопку «А» при появлении сигнала «а», а при появлении сигнала «б» — быстро нажать кнопку «Б». В данной вероятностной ситуации испытуемые всегда прогнозируют появление следующего сигнала на основании предшествующей последовательности сигналов, что отражается на времени отчетного действия и конфигурации ССП. Этот феномен известен как эффект последовательности. На основании анализа поведенческих показателей и ССП было выявлено, что в тех случаях, когда наблюдался эффект последовательности, в межсистемные взаимодействия текущего отчетного действия включались некоторые системы, обеспечивавшие предшествующие отчетные действия. Однако в процессе тренировки эти «лишние» системы исключались из обеспечения отчетного действия, время этих действий сокращалось, а число ошибочных отчетов уменьшалось вплоть до полного исчезновения. Одновременно с этим имели место устойчивые изменения в ССП — у них изменялись временные и амплитудные характеристики компонентов и они становились сходными в разных областях мозга. На основании этого можно считать, что в процессе совершенствования деятельности решения задачи выбора сформировались и стабилизировались такие межсистемные отношения, которые обеспечивали оптимальную реализацию этой деятельности. Если же изменения в ССП носили неустойчивый характер, то и показатели внимания были неустойчивы.

Механизм стабилизации межсистемных отношений на таком уровне, который обеспечивает действия в соответствии с инструкцией, недостаточно изучен. Предполагается, что существенную роль здесь играет образ действий, формируемый на основе инструкции, и, по мнению С. Л. Рубинштейна, именно во внимании, которое не имеет своего содержания, специфическим образом проявляется взаимосвязь образа и деятельности. Таким образом, с позиций системно-эволюционного подхода внимание рассматривается не как самостоятельный психический процесс, а как характеристика степени совершенствования межсистемных отношений в текущей деятельности.

С позиций системно-эволюционного подхода внимание рассматривается не как самостоятельный психический процесс, а как характеристика степени совершенствования межсистемных отношений в текущей деятельности.

Дополнительная литература

Наатанен Р. Внимание и функции мозга. М.: Изд-во МГУ, 1997.

Найссер У. Познание и реальность. М.: Прогресс. 1981.

Соколов Е. Н. Механизмы памяти. М.: Изд-во МГУ. 1969.

Хрестоматия по вниманию // Под ред. А. Н. Леонтьева и др. М.: Изд-во МГУ, 1976.

James W. The principles of psychology. N.Y.: Dover, 1950.

Глава 10

ОРИЕНТИРОВОЧНЫЙ РЕФЛЕКС И ОРИЕНТИРОВОЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

10.1. Ориентировочный рефлекс

Ориентировочный рефлекс, или рефлекс «Что такое?», был открыт И. П. Павловым. Он описал его как комплекс двигательных реакций, который возникал на неожиданное появление нового стимула. Собака поворачивала голову, глаза, настораживала уши в направлении нового раздражителя. В работах Ю. Конорского этот комплекс соматических реакций получил название *рефлекса прицеливания*.

Рассматривая ориентировочный рефлекс как реакцию, направленную на восприятие нового стимула, И. П. Павлов обратил основное внимание на его тормозную, прерывающую функцию в отношении текущей условно-рефлекторной деятельности. Во время ориентировочной реакции условный рефлекс либо полностью подавлялся, либо его выполнение ухудшалось. Это свойство ориентировочной реакции нарушать текущую деятельность, в том числе и процесс обучения (выработку условного рефлекса), привело И. П. Павлова к мысли о необходимости построить исследовательский корпус, получивший название «Башни молчания». Это позволило бы исключить тормозные эффекты ориентировочного рефлекса (ОР) на формирование и исполнение условных рефлексов.

Хотя вначале ОР и представлялся И. П. Павлову и его коллегам преимущественно как внешний тормоз условного рефлекса, они описали многие его особенности, которые выходили за пределы тормозной функции. Так был открыт растормаживающий эффект ориентировочной реакции. Он состоял в том, что ранее выработанные, а затем угашенные условные связи вновь восстанавливались под влиянием ОР. Сегодня мы интерпретировали бы эти данные как способность восстанавливать подавленные связи в процедурной долговременной памяти (см. главу 6). В лаборатории И. П. Павлова также были получены первые факты о влиянии ОР на формирование условного рефлекса. Во время процедуры выработки условной связи, а также при формировании ассоциации между двумя индифферентными раздражителями было отмечено усиление или появление ориентировочных реакций. В опытах И. О. Нарбутович и Н. А. Подкопаева, выполненных в лаборатории И. П. Павлова, по выработке у собаки ассоциации в виде двух последовательно следующих индифферентных стимулов (звук — свет или вертушка — прерывистый шум), было показано, что при отсутствии ориентировочных реакций на сочетаемые стимулы формирование рефлекса идет плохо. О сформирован-

ности ассоциации можно было судить по тому, поворачивает ли собака голову в направлении появления света еще до его предъявления.

Однако на том этапе изучения ориентировочного рефлекса еще не сложилось полного представления как о его взаимоотношениях с условным рефлексом, так и о физиологических механизмах и структуре самого ориентировочного рефлекса.

П. К. Анохин выделил три формы взаимоотношений ориентировочного рефлекса с текущей деятельностью. К первой он относит «конфликтные отношения», когда ориентировочная активность оказывает тормозное влияние на выполняемую деятельность. Эти отношения были детально изучены в лаборатории И. П. Павлова. Вторая форма отражает ассимиляцию ориентировочной реакции доминирующей деятельностью. В этом случае ОР не тормозит, а усиливает текущую деятельность. Например, в ситуации оборонительной доминанты появление нового стимула вызывает не ориентировочный, а оборонительный рефлекс. К третьей форме отношений относится трансформация ОР в поведенческую реакцию, связанную со скрытой, внешне непроявляющейся доминантой. Анализируя эти данные, П. К. Анохин пришел к выводу том, что эффект ОР существенно зависит от предыдущего опыта животного и от ранее сформировавшихся и зафиксированных в памяти доминант.

> Ориентировочный рефлекс — многокомпонентная реакция активации организма.

Открытие в 1929 г. Г. Бергером альфа-ритма человека и последующее совершенствование техники записи волновой активности мозга позволили связать ОР с депрессией альфа-ритма. Важное значение для изучения ОР имело открытие Г. Моруцци и Х. Мэгуном ретикулярной активирующей системы мозга, позволившее связать блокаду альфа-ритма с реакцией активации, регулируемой этой системой. Наиболее всесторонне ориентировочный рефлекс был исследован в работах Е. Н. Соколова и его коллег.

Полиграфическая регистрация электроэнцефалографических, вегетативных и двигательных реакций животных и человека в условиях многократного повторения индифферентных стимулов привела к представлению об ориентировочном рефлексе как о многокомпонентной *реакции активации*. Е. Н. Соколов впервые описал многокомпонентную систему ОР.

- На уровне неокортекса ОР представлен ЭЭГ-реакцией активации (блокадой альфа-ритма, усилением бета- и гамма-колебаний), коррелирующей с увеличением возбудимости, реактивности и лабильности у нейронов коры.
- К вегетативным компонентам ОР относят расширение зрачков, увеличение кожной проводимости, снижение частоты сердечных сокращений (ЧСС), изменение дыхания, увеличение дыхательной аритмии в частотном спектре ритмограммы сердца, расширение сосудов головы и сужение сосудов рук.
- В моторной сфере ориентировочный рефлекс представлен поворотом головы, движением глаз, настораживанием ушей в направлении нового стимула и увеличением мышечного тонуса, обеспечивающего повышенную готовность к моторным реакциям. Под влиянием ОР сенсорная чувствительность анализаторов, измеряемая по субъективным реакциям, увеличивается. Этот процесс получил название *сенсорного компонента* ориентировочного рефлекса.

Характер электроэнцефалографических, вегетативных и моторных реакций во время ориентировочного рефлекса позволяет понять его суть. Ориентировочный

рефлекс обеспечивает лучшее восприятие вызвавшего его стимула и готовность быстро реагировать, если того потребует ситуация. Ради этого прерывается текущая деятельность и ресурсы внимания обращаются на новый стимул.

> На уровне неокортекса ориентировочный рефлекс представлен ЭЭГ-реакцией активации (блокадой альфа-ритма, усилением бета- и гамма-колебаний), коррелирующей с увеличением возбудимости, реактивности и лабильности нейронов коры.

Отличительной особенностью ОР является его привыкание, или угашение, развивающееся при повторении индифферентного стимула. Е. Н. Соколов выделил две формы ориентировочной реакции: *генерализованную* и *локальную*, которые отражают разные этапы процесса угашения ОР. В зависимости от длительности ОР различают *тонический* и *фазический* ориентировочный рефлекс.

Первоначально новый стимул вызывает *генерализованный* ОР, связанный с возбуждением ретикулярной формации ствола мозга. Он характеризуется ЭЭГ-активацией, которая охватывает всю кору в течение достаточно длительного времени (тоническая форма ОР, часто возникающая параллельно с генерализованным ОР; см. главу 8). Ее легко увидеть у субъекта, находящегося в дремотном состоянии. Тогда говорят о реакции пробуждения (*arousal reaction*). Генерализованный ориентировочный рефлекс угасает достаточно быстро, обычно после 10–15 применений индифферентного стимула.

Это позволяет выявить *локальный* ориентировочный рефлекс, который более устойчив к угашению и требует 30 и более применений стимула. Его генерацию связывают с активацией неспецифического таламуса. При локальном ОР реакция ЭЭГ-активации сохраняется в сенсорной коре, соответствующей модальности повторяемого раздражителя. Так, свет продолжает вызывать блокаду альфа-ритма, но только в зрительной коре; звук — блокаду тау-ритма, регистрируемого от височной области; тактильное и проприоцептивное раздражение при пассивном подъеме пальца руки вызывает депрессию мю-ритма (роландического ритма) локально в сенсомоторной коре. Длительность реакции сокращается, она становится фазической, появляясь только на включение и выключение стимула. Продолжая повторять стимул, можно добиться полного угашения ОР.

> Ориентировочный рефлекс обеспечивает лучшее восприятие вызвавшего его стимула и готовность быстро реагировать, если того потребует ситуация.

> Отличительной особенностью оринтировочного рефлекса является его привыкание, или угашение, развивающееся при повторении индифферентного стимула.

Ориентировочный рефлекс с полным набором компонентов возникает не у всех испытуемых, что выражает их индивидуальные различия. Изучение компонентного состава ОР на звуковой стимул у 100 испытуемых показало, что блокада альфа-ритма в зрительной коре наблюдается у 85 человек, блокада роландического — у 53, появление КГР — у 95, движение глаз возникало у 42 испытуемых, изменение частоты дыхания — у 63, а изменение мышечного тонуса пальца наблюдалось только у одного испытуемого. Все компоненты ОР (за исключением реакции мышц) были представлены только у 11 испытуемых из 100.

Хотя ориентировочный рефлекс и относится к безусловным рефлексам, он обнаруживает способность к угашению (так как для него специфическим стимулом является «новизна», а специфической реакцией — набор компонентов ориентиро-

вочного рефлекса). Это сближает его с условным рефлексом, который сам по себе является продуктом научения. Именно поэтому угашение ОР рассматривается как особая форма научения, получившая название *негативного научения*, которое ведет к потере способности данного стимула вызывать ориентировочные реакции.

Угашение ОР характеризуется высокой избирательностью к физическим характеристикам стимула. Это проявляется в том, что даже небольшое изменение любого из параметров повторяющегося стимула ведет к восстановлению ОР. Стимулы, сильно отличающиеся от угашаемого, вызывают более сильные ориентировочные реакции, а стимулы, близкие ему, — более слабые. Величина ОР увеличивается пропорционально количеству одновременно измененных параметров стимула.

Угашение ориентировочного рефлекса — особая форма обучения, получившая название **негативного обучения**, которое ведет к потере способности данного стимула вызывать ориентировочные реакции.

Объясняя это явление, Е. Н. Соколов предположил, что в процессе повторения индифферентного стимула без специального подкрепления в мозге формируется его **нервная модель** (см. также главу 9). Мозг «замечает» малейшее отклонение от параметров повторяющегося стимула благодаря сранению с его моделью, хранящейся в памяти, будь то изменение интенсивности, длительности, цвета, формы, частоты и т. д. В нервной модели запечатлеваются не только элементарные, но и сложные признаки, например комплексы раздражителей — совместное или последовательное применение нескольких раздражителей. Исключение одного из элементов комплекса или изменение их порядка вызывают ориентировочные реакции. Нервная модель стимула многомерна, она фиксирует одновременно все его параметры, что доказывается восстановлением ОР при изменении любого физического свойства повторяющегося стимула даже в случае уменьшения интенсивности или укорочения его длительности.

Нервная модель стимула многомерна, она фиксирует одновременно все его параметры.

Новизна как специфический триггер безусловного ОР определяется сигналом рассогласования, генерируемым при несовпадении нервной модели стимула с возбуждением от предъявляемого раздражителя. Схема взаимодействия основных функциональных блоков с нервной моделью, по Е. Н. Соколову, объясняющая угашение и восстановление ОР, включает воспринимающее устройство, исполнительное устройство ОР, блок с моделью стимула, компаратор (устройство, в котором осуществляется операция сравнения стимула с сигналом, поступающим от блока с моделью), блок активирующей системы, определяющий уровень активности исполнительного устройства ориентировочного рефлекса. По мере формирования модели она усиливает свое тормозное влияние на неспецифическую систему мозга. Торможение носит избирательный характер, оно ухудшает восприятие только повторяющегося стимула. В случае несовпадения стимула с моделью в компараторе возникает сигнал рассогласования, который активирует исполнительное устройство ОР.

Новизна как специфический триггер безусловного ориентировочного рефлекса определяется сигналом рассогласования, генерируемым при несовпадении нервной модели стимула с возбуждением от предъявляемого раздражителя.

Следует отметить, что некоторые исследователи увеличивают количество факторов, вызывающих ОР. Класс явлений, названных Д. Берлайном «сличительными

признаками», которые стимулируют ориентировочно-исследовательское поведение, включает, помимо новизны, удивление, неопределенность, двусмысленность и сложность. Однако они могут быть интерпретированы как разные формы новизны. Так, удивление связано с появлением чего-то нового в последовательности стимулов, а сложность, необычность и двусмысленность представляют новизну в паттерне стимулов.

Изучение нейронных коррелятов ориентировочного рефлекса выявило существование особого класса нейронов — **нейронов новизны**, которые были обнаружены в разных структурах мозга. Впервые нейроны новизны были найдены в зрительной покрышке лягушки. Эти клетки переставали отвечать на повторяющееся движение зрительного объекта, совершаемое в одном и том же направлении. Изменение траектории движения восстанавливало ответ нейрона в виде спайковых разрядов. Нейроны новизны были эфферентными, а их длинные аксоны оканчивались в сетчатке. Эти нейроны сходны с «нейронами внимания», выделенными в слуховой коре кошки. Нейроны со сходными характеристиками были также найдены в ретикулярной формации ствола мозга кошки. Изучение неспецифического таламуса кролика показало существование особой формы нейронной реакции активации, отличной от простого учащения спайковых разрядов. Новые стимулы вызывали десинхронизацию спайковой активности нейрона, которая состояла из разрушения его пачечной активности, коррелирующей с волнами ЭЭГ, и замену ее на рандоминизированные одиночные спайки, появление которых совпадало с блокадой альфа-подобной активности (см. главу 8). Реакция десинхронизации нейронов таламуса демонстрирует все свойства ориентировочной реакции.

Совместное действие «нейронов новизны» и «нейронов тождества» подчеркивает новизну раздражителей и ослабляет действие привычных стимулов за счет их противоположного влияния на активирующую и инактивирующую части модулирующей системы мозга.

Сначала формирование нервной модели стимула Е. Н. Соколов связывал с функцией корковых нейронов. Однако после открытия О. С. Виноградовой в поле САЗ гиппокампа двух групп нейронов, реакции которых обнаружили характеристики ОР (В-нейроны, реагирующие возбуждением, и Т-нейроны, отвечающие на новый стимул торможением), он связал нервную модель стимула с нейронами гиппокампа.

Е. Н. Соколов рассматривает эти две группы нейронов гиппокампа как «нейроны новизны» (В-нейроны) и «нейроны тождества» (Т-нейроны). Их совместное действие позволяет подчеркивать новые раздражители и ослаблять действие привычных стимулов за счет противоположного влияния на активирующую и инактивирующую части модулирующей системы мозга. Формирование нервной модели определяется тем, что множество нейронов-детекторов (см. также 23.1.1) конвергируют на нейроны поля САЗ гиппокампа (нейроны новизны и тождества). Их аксоны образуют множество синапсов на этих нейронах гиппокампа. Они создают на каждом из них универсальное рецептивное поле, охватывающее всю рецепторную поверхность животного. При действии стимула происходит селективное включение детекторов. С повторением раздражителя возбуждение детекторов сохраняется прежним. Однако меняются их синаптические контакты на нейронах гиппокампа. Веса задействованных пластических синапсов на гиппокампальных нейронах уменьшаются пропорционально силе приходящего возбуж-

дения. В результате возбудительный ответ нейрона новизны на повторяющийся стимул подавляется, и от него регистрируется лишь фоновая активность. С повторением стимула параллельно меняется и реакция нейронов тождества, с которыми детекторы связаны не возбуждающими, а тормозными пластическими синапсами. Их тормозная реакция на новый стимул постепенно уменьшается, и нейрон сохраняет свою фоновую активность. Е. Н. Соколов предположил, что реципрокные сигналы от нейронов новизны и тождества противоположно воздействуют на активирующую и синхронизирующую системы мозга. Новый раздражитель вызывает реакцию активации, так как возбуждает активирующую и тормозит синхронизирующую (инактивирующую) системы мозга. Привычный стимул перестает возбуждать активирующую неспецифическую систему и при этом через нейроны тождества стимулирует неспецифические тормозные влияния.

Нервная модель стимула представлена на нейронах новизны и тождества матрицами потенциированных синапсов, связанных со свойствами раздражителя и отражающими его конфигурацию.

Таким образом, нервная модель стимула представлена на нейронах новизны и тождества **матрицами потенциированных синапсов**, связанных со свойствами раздражителя и отражающими его конфигурацию. Новый стимул активирует новые синапсы нейронов новизны и тождества, еще не подвергнувшихся пластическим перестройкам. Это определяет появление ориентировочного рефлекса за счет возбуждения активирующей и подавления инактивирующей систем мозга. Величина ОР увеличивается пропорционально величине различия (рассогласования) между новым стимулом и сформированной нервной моделью.

Дальнейший прогресс в понимании механизма ОР связан с применением компьютерной техники усреднения при изучении потенциалов мозга, связанных с событиями (ССП). Значительный вклад в идентификацию и классификацию различных компонентов ССП и в поиски мозговых аналогов сигналов рассогласования внесли работы Р. Наатанена и его коллег. Им выявлена специфическая мозговая волна, названная *негативностью рассогласования* (НР). Она получена в опытах, в которых в случайном порядке и с короткими межстимульными интервалами (не более 10–14 с) следовали стандартный (часто повторяющийся, 80–90%) и девиантные (несколько отклоняющиеся от стандарта и редко предъявляемые, 20–10%) стимулы. При этом внимание испытуемого было направлено на чтение интересной книги. Р. Наатанен для извлечения НР предложил процедуру вычитания ССП на стандартный стимул из ССП на девиантный стимул. Им представлено большое количество экспериментальных доказательств связи НР с операцией сличения действующего стимула с короткоживущим (не более 20 с) следом стандартного стимула в памяти. Чем сильнее они отличаются, тем больше амплитуда и короче латенция НР.

Исследователями выявлено два компонента НР: *модально-специфический* и *фронтальный*. Определяя локусы генерации модально-специфической НР для звуковых стимулов с помощью МЭГ (см. главу 2), они нашли их в специфической слуховой коре, где, как предполагает Р. Наатанен, хранятся короткоживущие сенсорные следы. Для разных параметров звуковых стимулов (частоты, интенсивности и пространственного расположения) обнаружены разные НР с несовпадающими локусами их генерации. Предполагают, что сенсорно-специфическая НР трансформируется во фронтальную НР.

Процесс сличения стимула с короткоживущим следом памяти, который представлен в НР, протекает автоматически и не требует сознания. В частности, это подтверждается тем, что НР может возникать и на подпороговые девиации. При этом чем больше амплитуда подпороговой НР, тем ниже субъективный порог различения испытуемого. НР рассматривается как начальная фаза обработки информации о сигнале, за которой может следовать фаза непроизвольного внимания (безусловный ориентировочный рефлекс) к девиантному стимулу. Р. Наатанен связывает его с волной H_1.

Процесс сличения стимула с короткоживущим следом памяти представлен в негативности рассогласования и протекает автоматически, не требуя сознания.

НР как выражение сигнала рассогласования отличается от классического ОР, который, как уже упоминалось, также возникает в результате рассогласования нервной модели стимула и наличного возбуждения от раздражителя. Однако в последнем случае время жизни нервной модели значительно больше, что позволяет при угашении ОР и формировании нервной модели использовать длительные межстимульные интервалы порядка нескольких десятков секунд.

Сравнивая НР с классическим ОР, Р. Наатанен отмечает, что процесс генерации сенсорно-специфической НР имеет очевидное сходство с процессом рассогласования, постулируемым Е. Н. Соколовым для возникновения ОР, и в то же время между ними имеется существенное различие. НР — первое событие, возникающее в активности мозга, которое направлено на инициацию ОР в ответ на физическое изменение стимула, когда стимулы предъявляются с достаточно короткими межстимульными интервалами, чтобы вызвать НР. Появление ОР в начале стимульной последовательности и в ответ на изменение стимула при длительных межстимульных интервалах имеет другой механизм, отличный от вызова ОР на основе НР.

Применение вместо метода усреднения ССП процедуры удаления шумового компонента из ЭЭГ позволило исследовать динамику одиночных ССП на стимулы, предъявляемые с большими интервалами, и выявить другой сигнал рассогласования, который более тесно связан с классическим ОР. Исследователи нашли, что при угашении ОР (его компонента в виде увеличения кожной проводимости пальцев) параллельно идет процесс уменьшения в одиночном ССП неспецифической части его негативной волны (H_1). Новый стимул восстанавливает неспецифический компонент H_1, и реакцию повышения кожной проводимости. Выделенная часть компонента H_1 демонстрирует неспецифические свойства ОР и зависимость от долгоживущего следа памяти (десятки секунд).

Таким образом, сигналы рассогласования, участвовавшие в генерации непроизвольного ОР, возникают по крайней мере на двух разных типах следовых процессов: короткоживущей и долгоживущей моделях стимула.

Следует отметить, что теория ориентировочного рефлекса Е. Н. Соколова, несмотря на ее большую популярность, все же подвергалась критике. Так, отмечалось, что с ее позиций трудно объяснить появление ОР в случаях когнитивного рассогласования, т. е. когда не подтверждается ожидание относительно последовательности стимулов. Например, ориентировочная реакция возникает на цифру «9» в последовательности 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, так как перед ней пропущена цифра 8. Другое направление критики связано с утверждением о том, что теория ОР

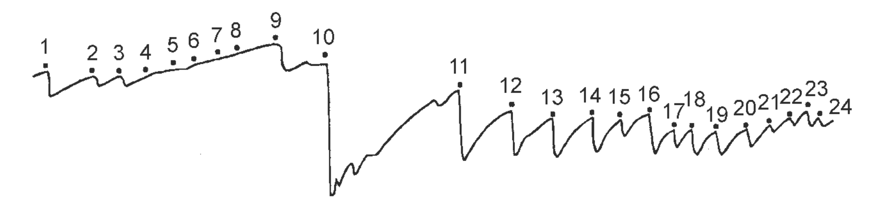


Рис. 10.1. Усиление КГР — компонента ориентировочного рефлекса на звук, на который испытуемый должен был реагировать движением руки (10–24)

1–8 — индифферентные звуковые стимулы до инструкции; 9 — инструкция. Видно, что усиление фазических КГР-реакций сопровождается тоническим снижением сопротивления кожи, которое сохраняется до 24-го применения стимула. По оси ординат — сопротивление в кОм [по Е. Н. Соколову, 1958]

Е. Н. Соколова не объясняет появления ОР на значимые стимулы. Сторонники концепции значимости считают, что решающее значение для появления ОР имеют корковые процессы интерпретации и усиления. С этих позиций теория ОР, возникающего на любое физическое изменение стимула, рассматривается как мало значимая для объяснения реального поведения и деятельности.

Однако участники полемики не учитывают, что наряду с безусловным ОР Е. Н. Соколов вводит понятие **условного ориентировочного рефлекса**, возникающего на значимый сигнальный стимул. Он показал, что придание раздражителю сигнального значения (обычно с помощью инструкции или речевого подкрепления, побуждающих человека отвечать определенной реакцией на определенный стимул) восстанавливает и усиливает ОР на условный сигнал. Эффект усиления ОР сохраняется до тех пор, пока условный рефлекс не достигнет стадии автоматизации. На рис. 10.1 представлено усиление КГР, измеряемого как падение сопротивления кожи, по Фере, при придании звуковому стимулу сигнального значения. По инструкции испытуемый должен был сжимать руку в кулак при предъявлении звука после предварительного угашения на него безусловного ОР. Выработку условного ориентировочного рефлекса можно увидеть при формировании ассоциации: звук 70 дБ — звук 90 дБ (рис. 10.2). После угашения КГР на индифферентный звук 70 дБ присоединение к нему второго стимула — 90 дБ восстанавливает реакцию, которая усиливается по мере сочетаний стимулов. Постепенно КГР-реакция на комплекс уменьшается и исчезает. Однако изолированное применение стимулов вызывает усиленный ОР, выражающий рассогласование стимула со сформированной в памяти моделью комплекса.

Сравнивая форму ССП на редко предъявляемые девиантные стимулы, когда они были релевантными и испытуемый должен был на них как-то реагировать и когда те же стимулы им игнорировались (испытуемый читал книгу), Р. Наатанен выделил среди компонентов ССП особый потенциал, который коррелировал с произвольным вниманием. Эта волна получила название **процессной негативности** (ПН). Под влиянием инструкции быть внимательным к определенным стимулам ПН усиливается на все стимулы, но особенно на релевантные. Чем короче межстимульный интервал, тем раньше возникает ПН (в среднем ее ЛП около 150 мс, но она может появляться и через 50 мс). ПН не тождественна волне Н, хотя и совпадает с ней по латенции. Критическим признаком, отличающим волну Н от ПН, является его инверсия при смещении активного электрода по слуховой коре

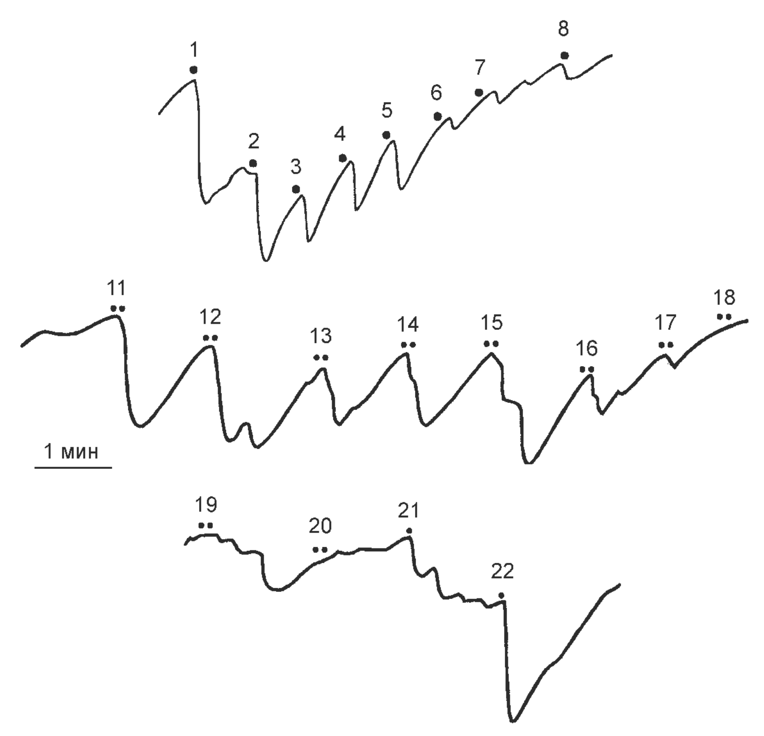


Рис. 10.2. Выработка условного ориентировочного рефлекса при формировании ассоциации двух звуковых стимулов

1–8 — звук 1000 Гц, 70 дБ, 5 с; 11–20 — комплекс: 70 дБ–90 дБ; 21 — 70 дБ, 22 — 90 дБ. По оси ординат — сопротивление в кОм [по Е. Н. Соколову, 1958]

относительно мостадоидов (сосцевидных отростков). Объясняя ПН, Р. Наатанен вводит понятие «следа селективного внимания», который связан с памятью. Он полагает, что произвольное внимание актуализирует в сенсорной памяти (по-видимому, во вторичной ассоциативной коре) след релевантного стимула. «След внимания» понимается им как механизм опознания стимула, так как входной сигнал всякий раз сличается со следом релевантного стимула, который непрерывно поддерживает в активном состоянии произвольное внимание. Чем ближе стимул к релевантному, тем больше амплитуда ПН. Р. Наатанен выделяет раннюю ПН с локусом в ассоциативной коре, выражающую завершение процесса сличения, и позднюю ПН с фронтальной локализацией. Последняя отражает произвольное усилие, направленное на дальнейшую обработку стимула и включающее произвольный ОР на значимый стимул.

Суммируя результаты собственных исследований с данными Р. Наатанена и его коллег, Е. Н. Соколов выделяет два типа энграмм, с которыми связано возникновение непроизвольного и произвольного ОР. Когда единицы кратковременной памяти подключены к нейронам новизны и тождества прямо в виде потенциированных синапсов от детекторов-признаков, сигнал рассогласования, возникающий при несовпадении стимула с энграммой, определяет генерацию

непроизвольного ОР. Его сигнал рассогласования представлен в НР и неспецифическом компоненте H_1. Если же к нейронам новизны и тождества подключены единицы долговременной памяти, которые обеспечивают произвольное удержание шаблона, то совпадение стимула с шаблоном порождает сигнал согласования или совпадения. В терминах нейронных популяций он представлен ПН. Сигнал совпадения достигает нейронов активирующей системы и вызывает условный ОР, направленный на значимый стимул. В случае несовпадения стимула с шаблоном сигнал совпадения и ПН не возникают, и ОР на значимый стимул не появляется. При этом стимулы, отличающиеся от релевантного, вызывают безусловный ОР, непроизвольное внимание, которое представлено негативностью рассогласования и неспецифическим компонентом H_1.

10.2. Ориентировочно-исследовательская деятельность

Ориентировочную реакцию (как настройку анализаторов на лучшее восприятие нового стимула) следует отличать от исследовательских реакций и **ориентировочно-исследовательского поведения. Последние могут следовать за ОР — они направлены на более детальное ознакомление с вызвавшим их объектом.**

Ориентировочно-исследовательская деятельность побуждается самостоятельной потребностью в получении новой информации.

Сегодня можно считать доказанным, что ориентировочно-исследовательская деятельность животного и человека побуждается особой потребностью в получении новой информации. П. В. Симонов относит ее к группе идеальных потребностей, создающих основу для саморазвития индивида. На основе ориентировочно-исследовательского подкрепления (получения новой информации) возможна выработка самых различных условных инструментальных рефлексов у животных. Крысы обучаются различать цвета слайдов, чтобы попасть в более сложную часть лабиринта. Обезьяны выучивают сложные действия, чтобы иметь возможность выглядывать через окошко камеры в помещение лаборатории. Подкрепляющая функция ориентировочно-исследовательской активности обусловлена активацией эндогенных опиатов. Подтверждена связь ОР с положительными эмоциями и активацией бета-эндорфинов, снижающих болевую чувствительность и тормозящих оборонительные реакции. Во время исследовательского поведения активируются нейроны удовольствия центров самораздражения.

Подкрепляющая функция ориентировочно-исследовательской активности обусловлена активацией эндогенных опиатов.

Согласно Д. Берлайну, существуют две группы **детерминант** ориентировочно-исследовательского поведения. С одной стороны, это *дефицит активации* в организме, который побуждает к поиску стимулов, удовлетворяющих эту потребность. Берлайн называет этот тип поведения, который направлен на поиск стимуляции, *разнонаправленным исследованием*. Примером может служить поведение крысы, которая начинает нажимать на педаль, чтобы получить кратковременное освещение в лабиринте. Обезьяна, содержащаяся в клетке и часами открывающая окно, чтобы увидеть, что происходит за ее пределами, также стремится поднять свой

уровень активации. С другой стороны, исследовательская деятельность побуждается *неопределенностью ранее полученной информации*. Это стимулирует особую форму активности в виде *целенаправленной любознательности*. Ее цель — получить недостающие уточняющие сведения и тем самым снизить неопределенность ситуации.

Дополнительная литература

Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968.

Данилова Н. Н. Психофизиология. М.: Аспект Пресс, 1998.

Конорски Ю. Интегративная деятельность мозга. М.: Мир, 1970.

Наатанен Р. Внимание и функции мозга. М.: Изд-во МГУ, 1998.

Симонов П. В. Созидающий мозг. М.: Наука, 1993.

Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. М.: Изд-во МГУ, 1958.

Глава 11
ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СОЗНАНИЯ

Сознание представляет собой одно из самых сложных и в то же время загадочных проявлений деятельности мозга. Хотя слово « сознание» достаточно широко используется в повседневной речи и научной литературе, не существует единого понимания того, что оно означает. Действительно, этим термином обозначаются два понятия, которые различны по смыслу. В более элементарном значении — это просто бодрствование с возможностью контакта с внешним миром и адекватной реакцией на происходящие события, т. е. то, что утрачивается во время сна и нарушается при некоторых болезнях. В этом же значении слово «сознание» иногда применяется и к животным. Однако в научной литературе, особенно по философии и психологии, под **сознанием** понимается *высшее проявление психики, связанное с абстракцией, отделением себя от окружающей среды и социальными контактами с другими людьми*. В этом значении термин «сознание» применяется обычно только к человеку. Более важны, однако, не различия, а то, что объединяет оба значения этого слова. В обоих случаях речь идет о мире субъективных, т. е. переживаемых внутри себя, ощущений, мыслей и чувств, которые образуют духовный мир человека, его внутреннюю жизнь.

> Опыт научного познания показывает, что сложное, как правило, не возникает из ничего, а происходит в результате эволюции от своего более простого предшественника.

Два упомянутых значения слова «сознание» объединены на следующей основе: опыт научного познания показывает, что сложное, как правило, не возникает из ничего, а происходит в результате эволюции от своего более простого предшественника. Можно поэтому предполагать, что сознание человека имеет своих предшественников в виде более простых психических проявлений, таких, например, как ощущения и эмоции, свойственные, скорее всего, и животным.

11.1. Основные концепции сознания

Говоря о мозговых основах психики и сознания, необходимо отметить, что эти наиболее сложные проявления работы мозга не могут быть объяснены работой какой-то отдельной, изолированной группы нервных клеток, представляющих собой «центр сознания». Как общетеоретические соображения, так и данные экспериментов свидетельствуют о том, что психические функции возникают на основе объединения в единую систему разных, функционально неоднородных нервных структур и специальной организации процессов мозга, обеспечивающей высокую степень мозговой интеграции. Изучение этой организации и лежит в основе поиска мозговых основ сознания.

В настоящей главе не ставится задача изложить многие и весьма интересные данные о роли мозговых структур в осуществлении психических функций. Количество таких данных в последнее время стремительно увеличивается, особенно после появления методов «изображения живого мозга», таких как позитронно-эмиссионная томография, функциональный магнитный резонанс, компьютерная электроэнцефалография и др. (см. главы 2, 16). Цель настоящей главы — рассказать об идеях и основанных на них концепциях мозговой организации субъективно переживаемых феноменов.

Речь пойдет о трех основных подходах к решению данной проблемы. Это концепции *«светлого пятна»*, *информационного синтеза* и *связи сознания с речью*. Хотя они различны, не нужно думать, что они противоречат друг другу. Скорее наоборот, они дополняют одна другую: каждая гипотеза опирается на свой экспериментальный материал и привлекает внимание к определенному аспекту проблемы. Кроме того, первая концепция апеллирует к понятию сознания в его более простом понимании, вторая занимает промежуточное положение, претендуя на объяснение как более простых, так и (частично) сложных феноменов, а третья ориентирована на объяснение мозговой основы сознания как высшей формы психического. В соответствии с этим последние две гипотезы более сложны и поэтому требуют более подробного изложения.

11.2. «Светлое пятно»

Гипотеза о связи сознания с определенным участком коры была впервые высказана И. П. Павловым в 1913 г. Хотя, как известно, психологические термины по принципиальным соображениям не использовались в лабораториях И. П. Павлова, он считал, что понимание мозговых основ сознания — одна из главных задач науки о мозге. В поисках ответа на вопрос, «какие нервные процессы происходят в больших полушариях тогда, когда мы говорим, что мы себя сознаем», он предположил, что сознание представлено деятельностью находящегося в состоянии оптимальной возбудимости «творческого» участка коры больших полушарий, где легко образуются условные рефлексы и дифференцировки. Другие участки, где происходит преимущественно поддержание уже образованных рефлексов, связаны с тем, что называется бессознательной деятельностью. Свои мысли И. П. Павлов выразил в образной форме: «Если бы можно было видеть сквозь черепную коробку и если бы место с оптимальной возбудимостью светилось, то мы увидели бы на думающем сознательном человеке, как по его большим полушариям передвигается постоянно изменяющееся в форме и величине причудливо меняющихся очертаний светлое пятно».

И. П. Павлов, правда, оговаривался, что он не касается при этом «философской точки зрения», каким образом материя мозга производит субъективное явление. Фактически это то немногое, что сказал создатель учения о высшей нервной деятельности по проблеме сознания.

Тем более удивительно, как это высказывание И. П. Павлова пророчески подтвердилось. Мы можем теперь действительно видеть «сквозь черепную коробку» активные зоны с помощью методов «изображения живого мозга», о которых говорилось ранее, и видим нечто похожее на то, о чем говорил И. П. Павлов.

Главное же заключается в том, что концепция «светлого пятна» получила свое развитие в новейших гипотезах в виде «теории прожектора». Данная концепция была сформулирована Ф. Криком — соавтором теории двойной спирали и нобелевским лауреатом. Здесь хотелось бы сделать небольшое отступление: можно сказать, что проблемы сознания как бы притягивают к себе внимание нобелевских лауреатов, хотя никто еще Нобелевскую премию за исследования сознания пока не получил. И. П. Павлов был только первым, но не последним в этом ряду, ведь проблема сознания — одна из важнейших и интереснейших в науке, и лучшие умы, воодушевленные высоким признанием, тянутся к ее разрешению.

Основные предпосылки и положения «теории прожектора» сводятся к следующему. Вся информация поступает в кору по сенсорным путям через переключательные ядра в дорсальном таламусе (включая и примыкающие к нему коленчатые тела). Возбудимость этих переключательных ядер может быть избирательно изменена за счет коллатералей от нейронов ретикулярного комплекса таламуса, входящего в его вентральный отдел. Взаимоотношения между этими частями таламуса построены таким образом, что в каждый данный момент одна из нейронных групп дорзального таламуса оказывается в состоянии высокой возбудимости, что значительно усиливает импульсный поток к коре, в то время как другие группы оказываются, наоборот, заторможенными. Период такой высокой возбудимости длится около 100 мс, а затем усиленный приток поступает к другому отделу коры. Ф. Крик предполагает на этом основании, что область наиболее высокой импульсации представляет в данный момент как бы центр внимания, а благодаря перемещению «прожектора» в другие участки становится возможным их объединение в единую систему. В этом процессе большую роль играет синхронизация активности нейронных групп на одной частоте. В последние годы особое значение в процессах интеграции придается высокочастотному ритму — частотой около 40 Гц.

Важно, что в число вовлеченных в совместную деятельность нейронных групп входят нейронные ансамбли в различных областях коры. Подобная интеграция, по мнению автора, и обеспечивает осуществление высших психических функций. Предполагается также, что одновременно могут действовать несколько «прожекторов». Данная концепция была разработана, в первую очередь, для обработки зрительных сигналов, но автор предполагает, что описанная схема является общей для всех анализаторов.

11.3. Повторный вход возбуждения и информационный синтез

Концепция «светлого пятна» исходит из того, что сознание определяется некоторым уровнем возбудимости мозговых структур. Однако можно предположить, что этого недостаточно и в действительности возникновение психического связано с некоторым принципом в организации процессов мозга, предполагающим их определенное усложнение по сравнению с более простыми функциями мозга.

Одна из гипотез, привлекающих в последние годы внимание исследователей, — представление о возврате возбуждения в проекционные зоны коры после дополнительного анализа в других структурах мозга и о возникающих на этой основе сопоставлении и синтезе имевшейся ранее и вновь поступившей информа-

ции. Таким образом, схема рефлекса дополняется здесь еще одним звеном, что превращает рефлекторную дугу в кольцо. Впервые идея об информационном синтезе как мозговой основе возникновения субъективных переживаний была выдвинута в середине 70-х гг. прошлого века А. М. Иваницким [1999] на основе исследований физиологических механизмов ощущений.

11.3.1. Мозговая основа ощущений

Уже в 1920-х гг. психологам было известно, что ощущение возникает довольно поздно — после 100 мс от момента предъявления стимула (т. е. значительно позже прихода сенсорных импульсов в кору). В проведенной А. М. Иваницким и его сотрудниками работе была поставлена задача понять, что происходит за это время и какой стадии мозговых процессов соответствует возникновение субъективного образа. В исследовании при предъявлении одних и тех же стимулов записывали объективные показатели мозговой деятельности в виде вызванных потенциалов и определяли количественные показатели восприятия. Для получения последних использовались методы теории обнаружения сигнала, которая описывает процесс восприятия с помощью двух независимых переменных: показателя сенсорной чувствительности *d'* и критерия решения, определяемого мотивационными факторами. Основные выводы построены на вычислении корреляций между показателями физиологии и психологии, а именно амплитудой волн вызванного потенциала и психофизическими индексами. Исследования проведены на соматосенсорном и на зрительном анализаторах, причем полученные на обеих модальностях результаты были принципиально сходными.

> Предполагается, что механизм сознания — это информационный синтез имевшейся ранее и вновь поступившей информации.

Было установлено, что амплитуда ранних волн вызванного потенциала (ВП) обнаруживала статистически достоверную корреляцию с показателем *d'*, а поздних волн — с критерием решения. Промежуточные волны с латентностью 140 мс для соматосенсорного и 180 мс для зрительного анализатора коррелировали с обоими перцептивными индексами, причем такая двойная корреляция обнаруживалась только для волн проекционной коры. Амплитуда этих волн определялась, таким образом, как сенсорными свойствами стимула, так и его значимостью. На основании имеющихся данных о генезе отдельных волн вызванного потенциала был описан механизм, обеспечивающий указанную двойную корреляцию.

В основе этого механизма лежало кольцевое движение нервных импульсов с «центральной станцией» в проекционной коре. Сначала возбуждение поступало от проекционной к ассоциативной коре. Для зрительных стимулов это были отделы височной коры, играющей важную роль в опознании стимулов, а для кожных раздражений — вторичные и третичные зоны соматосенсорной коры. Затем нервные импульсы приходили к структурам лимбико-гиппокампального комплекса, играющего важную роль в процессах памяти, и подкорковым центрам эмоций и мотиваций. До этой стадии поступательное движение возбуждения от рецептивных зон к исполнительным центрам полностью укладывалось в схему рефлекса. Однако процесс на этом не заканчивался: он включал еще *возврат возбуждения* в кору, в том числе и в ее проекционные отделы. Благодаря возврату возбуждения нервные импульсы, приходящие из мотивационных центров, накладывались в нейронах проекционной коры на следы сенсорного возбуждения. На этом этапе

или несколько раньше в процесс включалась и лобная кора, что проявлялось в синхронизации рисунка ВП в интервале от 100 до 200 мс после стимула. Было высказано предположение, что указанные промежуточные компоненты ВП отражали синтез на корковых нейронах двух видов информации: наличной информации о физических характеристиках стимула и извлекаемых из памяти сведений о его значимости.

Самое интересное, однако, заключалось в том, что латентность этих волн ВП точно совпала со временем появления ощущения, измеренным ранее в психологических экспериментах. Следовательно, можно было предположить, что синтез двух видов информации — наличной и извлекаемой из памяти — и составляет тот ключевой механизм, который лежит в основе ощущения как феномена уже не физиологического, а психического уровня (рис. 11.1).

В основе возникновения субъективных феноменов лежит механизм повторного входа возбуждения в те же нейронные группы после дополнительной обработки информации в других группах или поступления сигналов из внешней среды.

Другими словами, был сделан шаг к преодолению барьера между двумя уровнями организации мозговых процессов, один из которых не сопровождается, а другой сопровождается субъективными переживаниями. Согласно предложенной концепции, последовательное поступление информации от рецепторов приводит к повторному движению возбуждения по указанному кольцу, обеспечивая постоянное сопоставление сигналов, приходящих из внешней и внутренней среды, что и составляет психический мониторинг происходящих изменений. Этот процесс осуществляется с периодом приблизительно в 150 мс, составляющим минимальную длительность ощущений. Позднее сходное кольцо возбуждения было описано М. Мишкиным у обезьян при анализе стимульной информации, образовании и извлечении памятных следов.

Идея о повторном входе возбуждения в нервные структуры как базисном механизме возникновения субъективного опыта высказывалась в последние годы мно-

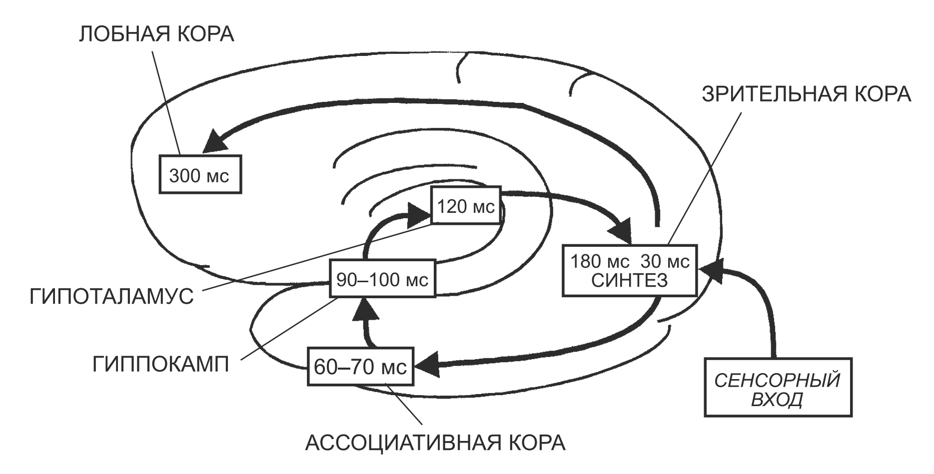


Рис. 11.1. Схема кольцевого движения возбуждения при возникновении зрительных ощущений. Ведущее звено в этом процессе — синтез информации о физических и сигнальных свойствах стимула на нейронах проекционной коры

гими авторами. Наиболее полно она была развита в трудах нобелевского лауреата (за исследование антител) Дж. Эдельмана (Edelman, Tononi, 2000), теория сознания которого получила достаточно широкую известность. По мнению этого автора, в основе возникновения субъективных феноменов лежит механизм повторного входа возбуждения в те же нейронные группы после дополнительной обработки информации в других группах или поступления сигналов из внешней среды, причем эти обратные проекции могут соединять как анатомически близкие, так и удаленные структуры. Этот повторный вход (*reentering*) дает возможность сравнивать полученные ранее сведения с изменениями, происшедшими за период времени от предыдущего повторного входа. Сходные концепции сознания были высказаны и другими авторами.

Для оценки предложенных концепций важное значение может иметь соотнесение временной шкалы мозговых процессов со временем субъективно переживаемых событий. По Дж. Эдельману, время одного цикла прохождения возбуждения составляет 100–150 мс. Если прибавить к этому время, необходимое для прихода сенсорных импульсов в кору, то в сумме получается время, достаточно близкое к тому, которое было найдено в наших экспериментах. Другие авторы считают, что в процессах сознания ведущую роль играют процессы, связанные с тета-ритмом, что также дает время около 150 мс.

В исследованиях Б. Либета и др. с регистрацией вызванных потенциалов на электрокожные стимулы с поверхности коры во время нейрохирургических операций было показано, что на слабые, подпороговые стимулы в коре регистрируются только ранние волны ответа с латентностью до 100 мс. При усилении раздражения в ВП появляются и более поздние колебания с латентностью 150 мс, что сопровождается возникновением субъективных ощущений и практически совпадает с латентностью волн ВП, обнаруживших в наших исследованиях двойную корреляцию с показателями восприятия.

Итак, идея повторного входа возбуждения и информационного синтеза в течение последних 20 лет высказывалась независимо друг от друга рядом авторов, относящихся к разным школам и строившим свои заключения на основе разных данных. Очевидно, подобное совпадение не может рассматриваться как случайное. Скорее, оно свидетельствует о приближении к истинному пониманию тех принципов организации мозговых процессов, которые лежат в основе субъективных переживаний.

Приведенные выше данные касались происхождения одного из наиболее простых психических явлений — ощущений. В связи с этим могут возникнуть вопросы: насколько данные закономерности универсальны и может ли принцип информационного синтеза быть распространен и на более сложные психические проявления, например на процесс мышления?

11.3.2. Механизмы мышления

Ответам на эти вопросы были посвящены работы А. М. Иваницкого и его сотрудников, проводивших исследования в течение последних 15 лет [Иваницкий, 1999]. В работе ставилась задача изучить структуру корковых связей при различных мыслительных операциях. При этом авторы исходили из фундаментальных идей российской нейрофизиологической школы Н. Е. Введенского — А. А. Ухтомского о том, что связь между нервными структурами возникает на основе уравнивания

ритмов их деятельности. М. Н. Ливановым и В. С. Русиновым было показано, что эти ритмы находят отражение в частотных параметрах электроэнцефалограммы (ЭЭГ), из чего последовал решающий вывод о том, что синхронизация частотных характеристик биопотенциалов мозга может быть условием и индикатором внутрикорковой связи.

В результате развития этих идей был создан метод, получивший название *картирования внутрикоркового взаимодействия*. В основе его лежат представления о том, что присутствие в спектрах ЭЭГ разных областей коры точно совпадающих частотных пиков является указанием на наличие в этих областях нейронных групп, работающих в одном ритме и, следовательно, функционально связанных друг с другом.

Испытуемым на экране монитора предъявлялись задачи на образное, пространственное и абстрактно-вербальное мышление. В первом случае субъект должен был опознать эмоцию на фотографии лица (использовались четыре базовые эмоции: радости, страха, гнева и горя, а также смешанные состояния), во втором — сравнить две геометрические фигуры с целью определения их идентичности или зеркальной симметрии. В качестве вербальных задач использовались решение анаграмм или выбор из четырех слов одного, относящегося к другой смысловой группе.

Было установлено, что простой и достаточно симметричный рисунок связей, характерный для состояния покоя, изменялся при умственной работе. Связи начинали сходиться к определенным областям коры, образуя как бы узлы или центры связей, названные *фокусами взаимодействия*. При этом топография фокусов взаимодействия оказалась специфичной для мыслительных операций разного знака. Так, при образном мышлении фокусы локализовались преимущественно в теменно-височных областях, а при абстрактно-вербальном — в лобных отделах коры. Пространственные задачи, включавшие элементы обоих видов мышления, характеризовались образованием фокусов на более ранних этапах в задних, а затем и в передних отделах коры (рис. 11.2).

Важным признаком организации корковых связей при мышлении является их конвергенция к определенным центрам — фокусам взаимодействия.

Кроме того, в исследованиях, в которых испытуемому давалось задание мысленно построить зрительный образ из ограниченного набора простых элементов, было показано, что у лиц с преобладанием первой сигнальной системы, по И. П. Павлову, фокусы взаимодействия локализовались преимущественно в правом, а у лиц с преобладанием второй, речевой системы — в левом полушарии. При этом на этапе нахождения образа фокусы были расположены в затылочных и височных (зона опознания) отделах полушарий, а на этапе конструирования образа — в лобной коре. Следует отметить, что нахождение решения при всех типах задач, даже если речевой ответ не требовался, сопровождалось включением в функцию вербальной левой височной зоны.

Обобщая эти данные, можно сделать вывод о том, что важным признаком организации корковых связей при мышлении является их конвергенция к определенным центрам — фокусам взаимодействия. При этом связи, подходящие к фокусу, устанавливаются на разных частотах; собственно, именно это обстоятельство и лежит в основе образования фокуса, так как связи на одной частоте образовывали бы однородную сеть, не имеющую центров. Можно предполагать, что каждая из

связей приносит к центру из определенной области коры или подкорковых образований свою информацию. В фокусе эта информация может быть сопоставлена и перекомбинирована определенным образом. Основную функцию фокуса взаимодействия составляет, таким образом, информационный синтез, т. е. процесс, сходный с тем, который мы наблюдали в проекционной коре при возникновении ощущений.

Основное различие состоит в том, что место сенсорного сигнала здесь могла занять информация, хранящаяся в оперативной памяти (например, об условиях решаемой задачи), а ведущая роль в процессах информационного синтеза принадле-

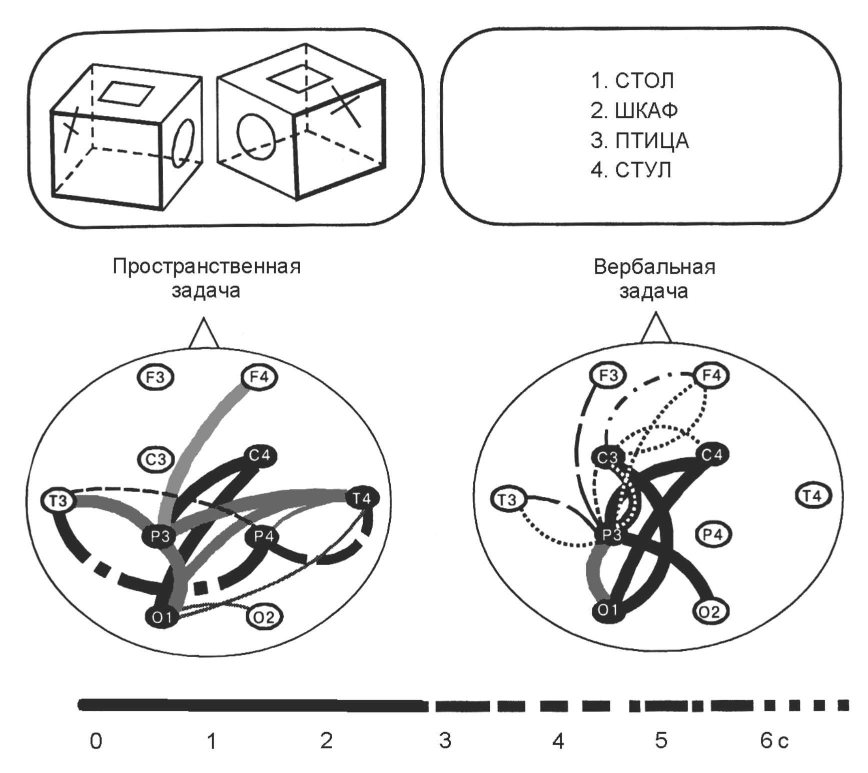


Рис. 11.2. Корковые связи в диапазоне частот бета-ритма при двух мыслительных операциях

Вверху представлены примеры задач; слева — связи при задаче на пространственное мышление, которая заключалась в сравнении двух геометрических фигур, предъявляемых на экране монитора, с целью определения их идентичности или зеркальной симметрии, что решалось путем мысленной ротации; справа — связи при задаче на вербальное мышление, которая состояла в том, что из четырех слов на экране монитора субъект должен был выбрать одно, относящееся к другой смысловой группе.

На рисунке представлены статистически значимые связи при сравнении со зрительно-моторным контролем, включавшим предъявление изображений и двигательный ответ, но не требовавшим мыслительных операций. Толстые линии — связи на частоте 16–19 Гц, тонкие линии — связи на частоте 13–16 Гц. Шкала — время появления связи после предъявления задачи. Средние данные по группе из 43 человек

жала не проекционной, как при возникновении ощущений, а ассоциативной коре. Предполагается, что на основе происходящего в фокусе сопоставления и достигается конечная цель мыслительного процесса в виде нахождения решения. Субъективно все это переживается как процесс думания и нахождения ответа.

Гипотетическая структура фокуса взаимодействия состоит из групп нейронов с различными частотными характеристиками, настроенных на одинаковые с ними по частоте группы на периферии. Эти связи по своей природе должны быть двусторонними, т. е. как прямыми, так и обратными: если две группы имеют одну частоту, то любая из них в равной степени способна и воспринимать, и передавать информацию связанной с ней группе (в зависимости от соотношения фаз колебаний). Одно кольцо при ощущении заменяется здесь, таким образом, как бы системой колец, замыкающихся на один центр.

> Принцип информационного синтеза является мозговой основой нового качества в виде субъективных переживаний.

Внутри фокуса группы нейронов должны быть объединены связями, образованными на ином принципе: так как они работают на разных частотах, принцип изолабильности, т. е. одинаковой частоты смены циклов возбуждения, здесь не применим. Очевидно, это должны быть жесткие связи, основанные на структурных изменениях в синапсах. Данные связи эффективны в любой фазе цикла возбудимости нейрона или группы нейронов (рис. 11.3). Идея об обеспечении психической функции за счет сочетания жестких и гибких звеньев была впервые высказана Н. П. Бехтеревой [1980].

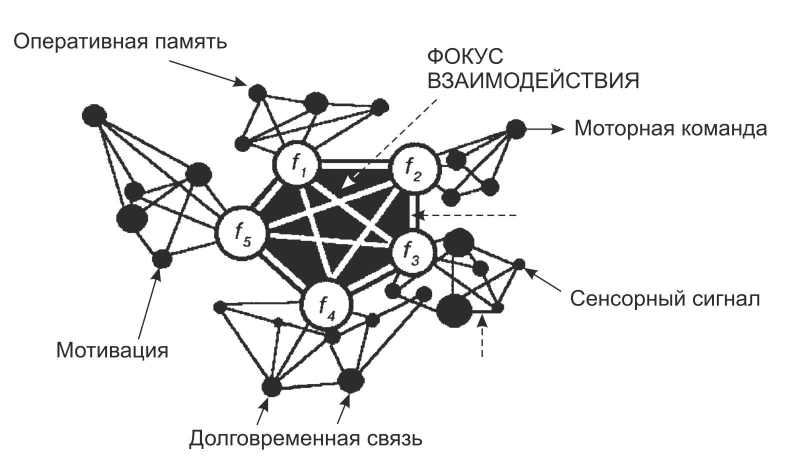


Рис. 11.3. Схема фокуса взаимодействия

Фокус состоит из групп нервных клеток, отличающихся различными частотными параметрами и входящими в состав нейросетей, где нейронные ансамбли объединены гибкими связями на основе идентичности частотных характеристик. Группы внутри фокуса соединены жесткими связями, основанными на структурных изменениях в синапсах. Благодаря такой структуре фокус получает информацию, циркулирующую в различных нейронных сетях, включая: сенсорную информацию, сведения, хранящиеся в оперативной и долговременной памяти, а также сигналы из центров мотивации. На основе сравнения и синтеза различной информации достигается решение, которое реализуется в моторных командах

Изложенные представления о фокусах взаимодействия и их функциональном значении хорошо согласуются с данными других авторов, и в частности американского невролога А. Дамасио, который считает, что в обеспечении высших психических функций ведущую роль играют так называемые зоны *конвергенции*, которые принимают и синтезируют информацию, поступающую из других отделов коры и подкорковых образований.

Все сказанное дает возможность объединить данные, полученные при изучении механизмов восприятия и мышления, единым принципом информационного синтеза как мозговой основы возникновения нового качества в виде субъективных переживаний.

11.4. Сознание, общение и речь

Концепция коммуникативной природы сознания была глубоко разработана П. В. Симоновым. По его определению, сознание представляет собой знание, которое в абстрактной форме может быть передано другим людям, что находит отражение в этимологии слова «сознание» — «совместное знание». Сознание возникло в процессе эволюции на базе потребности к общению, передачи знаний и объединения усилий высокоорганизованных членов сообщества, какими являлись наши предки. Однако поскольку внутренний мир человека скрыт от внешнего наблюдателя, передача сведений от одного человека к другому может происходить лишь путем абстракции, т. е. в виде знаков. Такой знаковой формой общения является речь, формирующаяся в процессе общения. На основе общения возникает и сознание как высшая форма психического, свойственная только людям.

> Сознание как высшая форма психического возникает на основе общения между людьми.

Непосредственная связь сознания с речью показана в исследованиях людей, выходящих из состояния комы. В этом случае речевой контакт с больным, что, как известно клиницистам, является важным признаком возвращения сознания, совпадает с образованием когерентных связей между электрической активностью гностических (теменно-височных) и моторно-речевых (нижнелобных) отделов левого полушария. Э. А. Костандов считает передачу сигналов на моторные речевые центры решающим условием для перехода от бессознательных к осознаваемым формам восприятия внешних сигналов (см. главу 12).

Особая роль левого, речевого полушария в механизмах сознания была показана и в исследованиях больных с перерезкой мозолистого тела (нервный пучок, соединяющий полушария). Было установлено, что в первые недели после операции у подобных больных проявлялись нарушения познавательной деятельности, не наблюдаемые при других воздействиях. В проведенных экспериментах больные получали следующее задание: в соответствии с предъявленным рисунком предмета или его словесным обозначением найти на ощупь данный предмет из числа нескольких других, находящихся за перегородкой. Проверялось выполнение данного задания при изолированном предъявлении изображения только в левое или правое полушарие, что достигалось смещением изображения соответственно вправо и влево от центральной точки фиксации. Оказалось, что в обоих случаях больной успешно выполнял задание. Но если изображение поступало в левое полушарие, то больной мог дать словесный отчет о своих действиях. В то же время

при предъявлении изображения в правое полушарие больной не мог сказать, что и почему он сделал. Таким образом, он в этом случае как бы не осознавал своих действий. Правда, сами исследователи при интерпретации этих данных избегали говорить о нарушении у таких больных функций сознания, считая, что правильнее говорить лишь об отсутствии вербализации совершаемых действий. Действительно, больные как будто не теряли при этом ориентировки в пространстве и времени и сохраняли контакт с окружающими (т. е. сознание в его более элементарном понимании сохранялось), но ясно, что возможность самоотчета (важное свойство сознания) при этом нарушалась.

Более сложные психические функции не отменяют более простых, а как бы надстраиваются над ними.

Об участии речевых зон коры в процессах осознания свидетельствуют и другие работы. В одной из них регистрировались магнитные поля мозга при рассматривании субъектом картинок различного содержания. При этом, даже если называть изображенный объект не следовало, изменения все равно отмечались и в вербальных зонах левого полушария. Это происходило через 400 мс после стимула (т. е. на 200 мс позднее возникновения ощущений), которому в описываемых экспериментах соответствовала реакция зрительных и теменно-височных отделов коры с латентностью около 200 мс. В наших исследованиях механизмов ощущений их категоризации соответствовал третий этап восприятия, что происходило при ведущей роли лобной коры. Из этих данных также следует, что на протяжении «одного кванта» субъективных переживаний человек находится на довербальной стадии психического. Этот факт интересен со следующей точки зрения: он показывает, что более сложные психические функции не отменяют более простых, а как бы надстраиваются над ними (см. также главу 14). Это, очевидно, отражает процесс эволюции: элементарные психические функции становятся более сложными в результате возникновения речи.

В то же время положение о связи сознания с речью не следует понимать упрощенно. Об этом свидетельствуют, в частности, данные наблюдений над больными с временным выпадением речевых функций, например, в результате мозгового инсульта. После возвращения речи больные в этом случае, как правило, помнят все события, происходившие во время утраты речи, и могут рассказать о них, что свидетельствует о сохранности у них сознания в этот период болезни. Выход из этого противоречия, вероятно, заключается в том, что при этом остаются не нарушенными другие функции лобных долей, связанные со способностью к абстракции и запоминанием последовательности событий. Больной, следовательно, мог кодировать события в иной, неречевой, форме и запоминать их.

Может быть, поэтому правильнее связывать сознание в его высшей форме не только с речью, но вообще с префронтальной корой. Ранее уже говорилось о связи лобных отделов с абстрактным мышлением. Важную роль играет и другое свойство лобной коры. Установлено, что ее медиальные отделы имеют особое отношение к способности выстраивать и хранить в памяти события как последовательно развертывающиеся во времени, что является характерным признаком сознания. В запоминании последовательности событий, наряду с лобной корой, участвует и гиппокамп, связанный с так называемой *декларативной памятью* (см. главу 6). На основе выстраивания последовательности событий возникает способность к прогнозу и планированию, что также представляет собой одно из свойств сознания.

Существенное значение в механизмах сознания имеет функция *внимания* (см. главу 9), так как осознается то, к чему привлечено внимание. Особое значение в управлении вниманием имеют лобные отделы полушарий и передняя часть поясной извилины, где расположена «исполнительная система внимания» (М. Познер). Данная система может играть важную роль в сознании и контроле когнитивных функций в других отделах коры. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что активация лобных отделов и поясной извилины усиливается при увеличении трудности задачи и наличии конфликтной информации и уменьшается по мере усвоения и автоматизации навыка. Когнитивные процессы основаны на взаимодействии обеих систем.

В последнее время А. М. Иваницким было показано, что избирательное внимание к речевым сигналам осуществляется через функцию памяти. Слова, поступающие одновременно по зрительному и слуховому каналам, воспринимаются, но сигналы, приходящие по незначимому в данный момент каналу, не закрепляются в декларативной памяти и тем самым вытесняются из сознания.

Сознание, как говорилось в начале главы, является феноменом субъективного мира человека. Именно поэтому, анализируя проблему связи сознания с речью, необходимо ответить и на вопрос о том, каким образом возникает субъективное переживание речевых функций, т. е. способность слышать как слова другого человека, так и свою собственную внутреннюю речь.

Попытки объяснить механизм внутренней речи были предприняты в ряде исследований. По одной из гипотез, внутренняя речь основана на проприоцептивных ощущениях, возникающих при небольшом непроизвольном сокращении артикуляционных мышц во время вербального мышления. Однако эта гипотеза была отвергнута, так как при введении добровольцам больших доз курареподобных препаратов, полностью блокировавших сокращение мышц, возможность думать и использовать внутреннюю речь у них не изменялась. Против данной гипотезы, исходящей из того, что простого поступления сенсорных импульсов в кору уже достаточно для возникновения ощущений (что, как мы теперь знаем, неверно), можно привести и следующие соображения. Передача сигнала на мышцы, их сокращение и обратное поступление сенсорных сигналов в кору потребовало бы не менее 300–500 мс. Это вызвало бы значительное рассогласование по времени между мозговой основой мыслительного процесса и его воспроизведением в субъективной сфере. Именно поэтому механизм обеспечения психических переживаний и для речевых функций должен быть внутримозговым и иметь своей основой единую интегрированную систему связей проекционных и ассоциативных зон коры с речевыми.

Для понимания конкретных мозговых механизмов этого объединения важен описанный ранее факт, что при нахождении решения фокусы взаимодействия возникают в сенсорных речевых зонах коры. Это указывает, с одной стороны, на обязательное включение речевых функций на завершающем этапе мыслительных действий, а с другой — на то, что этот процесс происходит с участием механизмов информационного синтеза.

Наконец, по мысли Дж. Эдельмана и Д. Тонони, в основе «сознания высшего порядка», связанного с речью, лежит тот же принцип повторного входа возбуждения в поля лобной, височной и теменной коры, ответственные за выполнение отдельных функций, с реализацией речевыми центрами полученной информации в соответствующих фонемах.

Таким образом, можно предположить, что глубинные механизмы, обеспечивающие довербальные формы психики в виде процессов информационного синтеза, могут быть достаточно универсальными и обеспечивать, при известном усложнении, субъективное переживание речевых функций, выполняя тем самым важную роль в механизмах сознания.

11.5. Функции сознания

Вопрос о функциональном смысле субъективных переживаний, их роли в поведении — одна из важнейших проблем науки о мозге. Представляя собой результат синтеза информации, психические феномены содержат интегрированную оценку ситуации, способствуя тем самым эффективному нахождению поведенческого ответа. Элементы обобщения содержатся в самых простых психических феноменах, таких как ощущение. При мышлении информационный синтез включает не только соединение, но и перекомбинацию уже известных сведений, что и лежит в основе нахождения решения. Это относится как к перцептивному решению, т. е. опознанию стимула, так и (тем более) к решению о действии. Эти положения соответствуют представлениям П. К. Анохина о том, что психика возникла в эволюции потому, что психические переживания содержат обобщенную оценку ситуации, благодаря чему они выступают в качестве важных факторов поведения.

> Возникновение речи и связанного с ней человеческого сознания принципиально изменяет возможности человека: биологическая эволюция с ее законами выживания заменяется эволюцией (и революцией), совершаемой в умах людей.

Возникновение речи и связанного с ней человеческого сознания принципиально изменяют возможности человека. Кодирование мира внутренних переживаний абстрактными символами делает доступным этот мир с его мыслями и чувствами для других людей, создавая единое духовное пространство, открытое для общения и накопления знаний. Благодаря этому каждое новое поколение людей живет не так, как предыдущее, что составляет резкий контраст с жизнью животных, образ жизни которых не меняется тысячелетиями. Таким образом, биологическая эволюция с ее законами выживания заменяется эволюцией (и революцией), совершаемой в умах людей.

> Свобода воли представляет собой, согласно одной точке зрения, лишь иллюзию, которая, тем не менее, объективно способствует более полному и всестороннему анализу информации мозгом при принятии решений.

Более труден вопрос о роли психических феноменов как факторов, влияющих на протекание мозговых процессов или даже управляющих ими. Этот вопрос тесно связан с понятием свободы воли, т. е. свободы выбора «по своей воле» того или иного решения и поступка, — одного из основных субъективно переживаемых феноменов.

В решении этой проблемы можно наметить два подхода. Согласно одной точке зрения (П. В. Симонов), свобода воли представляет собой лишь иллюзию, которая, тем не менее, объективно способствует более полному и всестороннему анализу информации мозгом при принятии решений. В действительности же поступок строго детерминирован внешней ситуацией, прошлым опытом индивида и наиболее важной, доминирующей в данный момент мотивацией. Лишь при некоторых особых обстоятельствах решение может определяться возникновением новых комби-

наций хранящихся в памяти сведений. Такие нестандартные решения возникают в процессе творчества в особой сфере психического, которую П. В. Симонов определяет как *сверхсознание*.

В соответствии с другими представлениями (Р. У. Сперри) смысл психических переживаний заключается в том, что, возникая на базе более сложной организации мозговых процессов, психические феномены приобретают и новое качество. Это новое качество проявляется в другой логике развития событий, которая подчиняется закономерностям высшего порядка (по сравнению с закономерностями физиологического уровня). Так, цепь мыслей определяется их внутренним содержанием и развивается по законам дедуктивного мышления. Можно сказать и о правилах грамматики, определяющих построение фразы, в которой род существительного управляет формой глагола и родом прилагательного. Это реализуется в отдаче соответствующих команд артикуляционным мышцам, что может рассматриваться как проявление контроля со стороны психики над событиями физиологического уровня. Особая логика психических событий свойственна, очевидно, и так называемым *неосознаваемым психическим явлениям*, которые, собственно, только на основании такого критерия и могут быть отнесены к категории психических, а не физиологических феноменов, так как они не сопровождаются субъективными ощущениями.

Согласно другим взглядам, собственная логика психических событий допускает возможность действительного выбора поведенческого ответа на основе субъективной, но реально существующей оценки ситуации.

Добавим, что последовательно развивая эти представления, можно сделать и следующий шаг. Внутренняя логика психических событий такова, что она допускает возможность действительного выбора поведенческого ответа на основе субъективной, но реально существующей оценки значения того или иного фактора или мотива поведения. При этом осознание всей неоднозначности этих оценок определяет и возможность альтернативных решений.

Два приведенных подхода к проблеме функционального значения психических феноменов и свободы воли основаны главным образом на логических построениях философского характера. Решение о том, какой из них правилен, может быть найдено только на основе точного эксперимента. Но пока не видно, как это можно сделать, так как здесь мы вплотную приближаемся к границе, которая разделяет естественнонаучное и гуманитарное знание с их различной системой доказательств. Именно поэтому такое решение — дело будущего.

11.6. Три концепции — одно сознание

Три изложенные концепции сознания, как говорилось ранее, не противоречат друг другу, а, наоборот, взаимно дополняют одна другую. Осуществление высших психических функций требует оптимального уровня возбудимости мозговых структур. Хотя в обеспечении функций и участвует большое количество образований, вполне логично предположить, что одно из них выполняет наиболее важную, интегрирующую роль. К таким структурам, в частности, относятся описанные в данной главе фокусы взаимодействия. Можно предположить, что эти структуры должны, в первую очередь, находиться в состоянии оптимальной возбудимости, выполняя роль «светлого пятна».

Однако механизм, управляющий уровнем возбудимости корковых зон, касается главным образом условий возникновения психических переживаний, а не их непосредственного мозгового обеспечения. На вопрос о механизмах обеспечения субъективного опыта в известной мере отвечает вторая из изложенных концепций — гипотеза повторного входа возбуждения и информационного синтеза. Можно предположить, что этот механизм является основным в возникновении более простых психических феноменов. Однако осуществление более сложных форм психического требует обязательного участия лобных отделов коры, ответственных за абстракцию и речь. Ведущую роль при этом играет левый передний отдел полушарий. В то же время в обеспечении субъективного переживания этих высших функций важная роль принадлежит, очевидно, тому же механизму кольцевого движения возбуждения и информационного синтеза.

Итак, интенсивные исследования, проводимые в последние годы, в значительной мере приблизили нас к пониманию мозговых основ сознания. Но многое еще остается неизвестным, и исследователи находятся только на пути к разгадке главной тайны природы.

Дополнительная литература

Анохин П. К. Узловые вопросы теории функциональных систем. М.: Наука, 1978.

Анохин П. К. Философские аспекты теории функциональной системы. М.: Наука, 1978.

Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л.: Наука, 1980.

Иваницкий А. М. Главная загадка природы: как на основе процессов мозга возникают субъективные переживания // Психологический журнал. 1999. Т. 20. №. 3. С. 93–104.

Симонов П. В. Лекции о работе головного мозга. Потребностно-информационная теория высшей нервной деятельности. М.: Наука, 1998.

Сперри Р. У. Перспективы менталистской революции. Возникновение нового научного мировоззрения // Мозг и разум. М.: Наука. 1994. С. 20–44.

Глава 12
ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ БЕССОЗНАТЕЛЬНОГО

12.1. Виды и формы бессознательного

Понятие бессознательного в широком смысле включает в себя все психические явления вне сферы сознания, т. е. те содержания психической жизни, о наличии которых человек либо не подозревает в данный момент, либо не знает о них в течение длительного времени, либо вообще никогда не знал. В качестве примера можно привести факт неосознаваемости сигналов, непрерывно поступающих в головной мозг из самого организма, его внутренних органов мышц, суставов. Они начинают осознаваться в основном при патологии соответствующего органа, когда нарушается его функция. Однако в норме они создают определенный положительный чувственный фон, обеспечивающий нормальное самочувствие человека.

> Отсутствие осознания не есть чисто негативный факт, в смысле психическое — минус сознание, а результат активных процессов, происходящих в центральной нервной системе.

Следует подчеркнуть одно важное обстоятельство, общее для всех видов бессознательного: отсутствие осознания не есть чисто негативный факт, в смысле психическое — минус сознание, а результат активных процессов, происходящих в центральной нервной системе. Это хорошо видно на такой форме бессознательного, как **автоматизированное поведение**, когда с упрочением навыка все большая часть поступающей извне информации не доходит до сознания, а обрабатывается и переключается на эффекторную (двигательную) систему на более низких уровнях центральной нервной системы. Каждый человек знает, что в процессе обучения, особенно на его начальных стадиях, сознание принимает непосредственное участие в произвольной двигательной деятельности, например, при обучении игре на рояле, ходьбе, письму и т. д.

Приведем еще пример подобной бессознательной психической деятельности. В памяти человека хранятся тысячи слов. При разговоре из кладовой памяти извлекаются нужные и к месту слова для выражения определенной мысли автоматически, неосознанно. Сознание не участвует и в грамматическом построении речи. В последние годы показано, что эта речевая деятельность осуществляется на основе особой формы *бессознательной* (имплицитной) *памяти* (см. главу 6). Человек может включать по своему усмотрению сознание в эту деятельность, например, подыскивать наиболее подходящие, по его мнению, слова, но речь в этих случаях значительно замедляется, нарушается ее плавность.

Увлечение **гипнозом**, начавшееся более 100 лет назад, объясняется тем, что он как прием изучения бессознательного имеет несомненное преимущество перед другими методами, так как позволяет исследовать бессознательные психические

явления в ходе эксперимента. Врач или психолог может относительно легко вызывать гипнотические состояния у определенной большой категории людей и исследовать выполнение различного рода инструкций не только в гипнозе, но и в постгипнотическом состоянии. Имеются многочисленные доказательства того, что в последнем случае, когда человек находится в состоянии ясного сознания, он способен действовать под влиянием внушенных в гипнозе бессознательных представлений. На этом явлении построено психотерапевтическое лечение гипнозом некоторых форм неврозов, алкоголизма и других функциональных нервно-психических заболеваний.

Сомнамбулизм (снохождение, лунатизм) также нужно рассматривать как проявление бессознательного. Это явление встречается у лиц с невротическими расстройствами и состоит в том, что человек во время сна может встать, ходить, совершать координированные действия, например одеться, более или менее связно говорить, но вступить с ним в словесный контакт в это время не удается, он находится как бы во сне. Это состояние длится обычно несколько минут, и затем субъект не помнит, что с ним было.

Австрийский психолог Зигмунд Фрейд (1856–1939) создал учение о роли бессознательных психических явлений в мотивациях (влечениях) личности и в детерминации ее поведения. Его теория построена в основном на данных анализа желаний и представлений, связанных с сексуальным влечением, изгнанных из сознания из-за конфликта их с нормами социальной жизни. По З. Фрейду, эти аффективно окрашенные, вытесненные из сознания впечатления продолжают оказывать влияние на человека и могут придать его поведению аномальный характер. Источником инстинктивного заряда, придающего мотивационную силу человеческому поведению, в его двигательных и мыслительных формах, является бессознательное, насыщенное энергией либидо. Либидо, закрытое от сознания в силу запретов, налагаемых обществом, как мощная мотивационная сила время от времени прорывается сквозь «цензуру» сознания, ищет различные обходные пути и разряжается в формах, нередко имеющих символический знак. Подавленные влечения, когда причина и объект, их вызывающий, не осознаются субъектом, проявляются в бодрствующем состоянии в виде различных обмолвок, описок, забывания имени человека, с которым сопряжены неприятные чувства, неосознанного нежелания вспоминать эмоционально неприятные события. В сновидениях З. Фрейд видел «царскую дорогу к бессознательному». С позиции его теории психоанализа, в сновидениях в форме образов, символов реализуются скрытые, подавленные желания, влечения, страхи, вытесненные из сознания человека, когда он находится в бодрствующем состоянии.

Австрийский психолог Зигмунд Фрейд (1856–1939) создал учение о роли бессознательных психических явлений в мотивациях (влечениях) личности и в детерминации ее поведения.

З. Фрейд показал сложность внутреннего мира человека, испытываемые им душевные конфликты, описал последствия неудовлетворенных влечений и противоречий между «желаемым» и «должным». Эти идеи имели огромный резонанс не только в психологии, но и в искусстве, где появились разнообразные произведения на тему судьбы человека, его поступков и поведения как выражения бессознательных влечений. Они проникли в область социологии, медицины, истории культуры. Подобное стремление расширить действие бессознательного за пределы

жизнедеятельности индивидуального человека, попытки утверждать, что поведением людей правят иррациональные психические силы, а не законы общественного развития, что интеллект — аппарат маскировки этих сил, а не средство активного отражения действительности, вступили в явное противоречие с огромным количеством фактов, с современными реалиями жизни человека. Это в первую очередь относится к социологическим и медицинским аспектам учения З. Фрейда.

Установка определяет готовность субъекта к восприятию конкретного объекта, придает процессам сознательной психической деятельности целенаправленность и упорядоченность.

Итак, вытесненные из сознания в сферу подсознательного влечения, желания, представления, эмоционально неприятные переживания, по З. Фрейду, являются мощным источником психической активности человека. Эту форму бессознательного называют **подсознательной** психической функцией.

Еще одна форма бессознательного — это **когнитивная установка**. В результате взаимодействия субъекта с окружающей средой в высших лобных отделах коры больших полушарий головного мозга формируется некое «внутреннее» состояние, влияющее на функцию восприятия внешних объектов и организацию целостного поведенческого акта. По мнению автора теории установки психолога Д. Н. Узнадзе, установка определяет готовность субъекта к восприятию конкретного объекта, придает процессам сознательной психической деятельности целенаправленность и упорядоченность. Формирование установки, т. е. внутреннего состояния («схема», «модель», «гипотеза», т. е. «знания» о действующих в данной ситуации раздражителях) и реализация ее влияний происходят на неосознаваемом уровне, т. е. без участия сознания. Это доказывается тем, что установку можно выработать в гипнозе, когда испытуемый полностью не осознает стимулы, на основе которых формируется установка. У бодрствующего человека в качестве последних нередко служат вполне осознаваемые стимулы, но само формирование установки и реализация ее влияний на процессы восприятия осуществляются на неосознаваемом уровне. Установка, как пишет Д. Н. Узнадзе, не является фактом сознания.

Установка делает сознание в той или иной степени консервативным, тем самым существенно облегчая психическую деятельность в условиях, когда ситуация, при которой она сформировалась, не изменилась. Когда же начинают действовать новые стимулы, меняется ситуация, то инертная установка может затруднять психическую деятельность, оказывать негативное влияние. В этих случаях эффект установки проявляется в виде определенного искажения восприятия действительности в виде иллюзий или «интеллектуального ослепления», когда нормальный человек в ясном сознании в течение некоторого времени, пока проявляется эффект установки, не может прочитать обыкновенное слово.

Еще одна форма бессознательного связана с загадочным психическим явлением, с так называемым **озарением в творчестве**. Бытует иллюзорное представление, будто творческий акт совершается в неведомых глубинах личности, результат его — решение научной или художественной задачи — выглядит как «случайный» успех, озарение (инсайт), интуитивная догадка («ага»-реакция), т. е. как результат работы подсознания, особенно во сне («проснулся с готовым решением»). Объяснительная сила подобных мифов об иррациональном происхождении творчества ничтожна, поскольку они не содержат никакой перспективы для

причинного объяснения открытия. В частности, неясно, каким образом рациональное знание, присущее науке, возникает непостижимым для логического сознательного анализа путем.

Отрицание бессознательного неизбежно закрывает естествоиспытателю путь для выявления причинных связей и причинных отношений между отдельными явлениями психической жизни человека.

Решение давнего спора о том, следует ли у человека все психическое отождествлять с сознательным опытом или необходимо допустить существование бессознательных психических явлений, кроме естественнонаучного значения имеет несомненный методологический, философский аспект. Отрицание бессознательного с неизбежностью закрывает естествоиспытателю путь для выявления причинных связей и причинных отношений между отдельными явлениями психической жизни человека. Важнейшее свойство сознания — прерывистость, наличие перерывов между отдельными элементами, нередко отсутствие между ними видимых связей. Понятие бессознательного заполняет пробелы между сознательными психическими явлениями. Это дает возможность изучать с позиций детерминизма (а это основной и обязательный принцип любого научного исследования) все психические функции у человека вплоть до самых высших ее форм.

Таким образом, бессознательное — это гносеологически необходимая категория. Если исходить из этого принципиального положения, а его справедливость подтверждается множеством фактов, полученных в экспериментально-психологических и психофизиологических исследованиях, то следует считать, что *бессознательное — это такая же психическая реальность, как и сознательная психическая жизнь*. Более того, бессознательное составляет значительную и весьма важную часть психической жизни человека, его познавательной, эмоциональной и поведенческой сфер деятельности.

В современной психофизиологии все больше употребляется термин **неосознаваемый**. Он, как и понятие о бессознательном, обозначает ряд неоднородных явлений. Некоторые ученые считают эти термины синонимами, другие — в основном психофизиологи — термин «неосознаваемый» относят к более узкому кругу явлений. К ним относят феномен, обозначаемый иногда также как **предсознательный**, — это психические процессы на начальных стадиях восприятия и обработки поступающей извне информации или же явления, которые в данный момент неосознаваемы, так как находятся вне сферы избирательного внимания субъекта, но они могут легко стать осознаваемыми при переключении на них внимания. Самый обычный пример такого феномена: человек перестает слышать тиканье настенных часов, если он какое-то время находится в комнате, где они висят, и снова начинает их слышать, когда по какому-то поводу обращает на них внимание.

Широкий круг психических явлений у человека, с которыми имеют дело психологи, психофизиологи и психиатры в норме и патологии, связан с неосознаваемым, в смысле подпороговым по отношению к сознанию, восприятием эмоционально или мотивационно значимых, но физически слабых сигналов, которые не достигают уровня сознания и не осознаются субъектом, однако вызывают вегетативные, биоэлектрические и эмоциональные реакции и могут влиять на поведение.

Подавляющее большинство психологов и психиатров считает реальным «бессознательное» отражение внешнего мира на психическом уровне и рассматривает

реакции на неосознаваемые стимулы как важнейший фактор в организации психической деятельности человека. Так, описаны своеобразные короткие, пароксизмальные невротические состояния у лиц с ослабленной нервной системой (постгриппозная астения, переутомление, истощение, повышение артериального давления и т. д.). Эти состояния, длящиеся несколько секунд, реже минут, сами лица, их перенесшие, определяют как «торможение», «затмение», «закладывание ушей», «рассеянность», «потерю всякого соображения», «замирание мозговой деятельности», «оцепенение», «замирание мыслей», «состояние удаленности». Общим для всех этих коротких особых состояний является ухудшение осознания окружающих явлений, значительное повышение порога осознания действующих в данный момент стимулов без видимых клинических признаков помрачения сознания. В таком состоянии субъект может продолжать выполнять какие-то действия, особенно профессионально закрепленные, но не полностью отдавать себе отчет, почему он их совершил. Все эти состояния, как правило, возникают под влиянием отрицательной эмоции или в связи с необходимостью экстренно переключить внимание в неожиданно новом направлении во время сосредоточения на чем-либо важном, что оказывается для ослабленного организма непосильной задачей. Развитие подобных состояний свойственно и норме. К сожалению, в последние годы все больше наблюдается случаев аварийных ситуаций и аварий в результате эмоционального стресса у оператора. Нередко основной причиной расстройства деятельности оператора в системе «человек — машина» является очень короткое, на секунды, нарушение восприятия, когда он перестает осознавать или плохо осознает поступающую извне информацию, а следовательно, не в состоянии адекватно ее оценивать и принимать правильные решения. Несмотря на подобного рода очень короткие расстройства сознания, нередко незаметные для окружающих людей, оператор зачастую продолжает управлять машиной на основе неосознанного восприятия стимулов, а впоследствии не может понять и тем более объяснить свое поведение.

Нередко наблюдаемые так называемые **беспричинные**, или **безотчетные**, **эмоции**, оказывается, могут вызываться вполне реальными стимулами, которые в данный момент не осознаются субъектом вследствие ряда внешних и внутренних условий. Эмоции, вызываемые неосознаваемыми поводами, — довольно обычное явление при многих невротических состояниях. Подобные эмоции красочно описаны психиатром П. Б. Ганнушкиным: на эмоционально неустойчивого человека может действовать «такая масса совершенно неучитываемых мелочей, что иной раз даже сам больной не в состоянии понять, почему ему было тоскливо и какая неприятность заставила его удалиться из веселого общества, в котором он только что беззаботно смеялся».

Беспричинные или безотчетные эмоции, оказывается, могут вызываться вполне реальными стимулами, которые в данный момент не осознаются субъектом вследствие ряда внешних и внутренних условий.

Перед психофизиологией бессознательного или, точнее, неосознаваемых психических явлений стоят несколько основных вопросов: а) можно ли у бодрствующего человека вызвать или выработать психические, поведенческие, эмоциональные, вегетативные, биоэлектрические реакции или состояния на внешние стимулы, в частности словесные, без их осознания; б) как влияют эти неосознаваемые явления на психические функции и поведение, осуществляемые на сознательном уровне;

в) каковы физиологические, мозговые механизмы подобных влияний неосознаваемых процессов на сознательную деятельность человека.

12.2. Индикаторы неосознаваемого восприятия

Работы, посвященные выявлению и экспериментальному доказательству неосознанного действия внешних стимулов на человека, были начаты более 100 лет назад и продолжаются до настоящего времени. Это говорит о важности и сложности проблемы, о том, что многие вопросы все еще остаются нерешенными. Первая работа по этому вопросу была опубликована в немецком журнале в 1863 г. ученицей И. М. Сеченова М. П. Сусловой. Она показала, что воздействие на кожу слабого, неощущаемого электрического тока изменяет характер последующих ощущений, возникающих при штриховых раздражениях кожи. В процессе изучения зрительных иллюзий было обнаружено, что невоспринимаемые изображения линий влияют на оценку расстояния сегментов геометрических фигур. Был описан интересный факт: взрослые здоровые испытуемые отмечают прекращение действия очень слабых звуковых сигналов, хотя самих звуков они не осознают. Систематическое изучение реакций человека на неосознаваемые звуковые раздражения проводились с 1945 по 1950-е гг. Г. В. Гершуни. При изучении взаимоотношений порогов осознания (ощущения) и порогов различных физиологических реакций (расширение зрачка, кожно-гальваническая реакция, т. е. изменение электрической сопротивляемости кожи, биоэлектрическая реакция депрессии альфа-ритма на электроэнцефалограмме, изменения дыхательного и сердечного ритмов) было показано, что звуковые сигналы по силе на 6–12 дБ ниже порога слышимости могут вызвать одну или несколько из регистрируемых физиологических реакций.

Трудности проблемы выявления реакций организма на неосознаваемые внешние стимулы обусловлены рядом причин. Исследователи для обнаружения подпорогового по отношению к сознанию эффекта пользуются индикаторами разной чувствительности и надежности. Возбудимость функций организма далеко не одинакова. Поэтому исследователь, использующий в качестве индикатора такую чувствительную реакцию, как кожно-гальванический рефлекс (КГР; об электрической активности кожи см. главу 2), очевидно, имеет больше шансов выявить эффект неосознаваемого стимула, чем при регистрации сосудистой, сердечной или зрачковых реакций, которые даже при действии осознаваемых стимулов удается наблюдать не всегда и не у всех людей. Для более надежной констатации действия неосознаваемых сигналов лучше использовать полиграфический способ регистрации возможно большего числа функций организма.

Далеко не все противоречивые результаты, полученные при исследовании подпорогового эффекта, можно объяснить чувствительностью используемого индикатора. Важное значение имеет функциональное состояние центральной нервной системы субъекта. У здоровых людей в бодрствующем спокойном состоянии без признаков явного умственного или физического утомления пороги слухового ощущения и вышеупомянутых физиологических реакций не совпадают только эпизодически и, как правило, в начале исследования. По мере повторения измерений порога осознания сигнала в результате тренировки он заметно снижается, вследствие чего может полностью исчезать подпороговая зона действия неосознаваемых стимулов.

Явления окружающего мира, действующие на организм человека мимолетно или более длительно, создают определенную и изменчивую картину функциональных отношений между разными областями центральной нервной системы. В условиях нормальной деятельности человека в обычной жизни на его органы чувств одновременно или в той или иной последовательности падает множество раздражений различной модальности и значимости. Взаимовлияния нервной импульсации, поступающей в головной мозг из разных органов чувств, приводят к временным изменениям возбудимости отдельных его участков — повышению в одних и понижению в других. При этом могут создаваться такие функциональные взаимоотношения в центральной нервной системе, при которых ответные реакции организма на часть поступающих извне раздражений будут осуществляться на бессознательном уровне, без их *осознания*.

В специальных опытах было показано, что у здоровых людей понижение чувствительности слуховой системы может происходить в результате переноса фокуса внимания испытуемого на зрительные объекты. Это достигается, например, так: во время процедуры определения порога осознания звукового стимула испытуемый должен считать число предъявляемых в промежутках световых вспышек и определять длительность каждой из них. На этом фоне начинают регистрироваться кожно-гальванические реакции на неосознаваемые звуки, до этого не отмечаемые.

В наиболее ярком, демонстративном виде значение *функционального состояния* субъекта для проявления действия на его организм неосознаваемых стимулов обнаруживается в эмоциях. Психиатрам и психологам хорошо известны своеобразные изменения сознания, наступающие у эмоционально лабильных людей под влиянием сильных эмоций, которые обозначаются термином «сужение сознания». В этих случаях происходит сосредоточение субъекта на узком круге эмоциональных переживаний с выключением из сознания ряда явлений окружающей среды. Расстраивается способность правильно оценивать обстановку, но при этом человек может совершать вполне координированные действия, реагировать на часть раздражителей внешнего мира. Впоследствии такое лицо нередко утверждает, что не помнит вовсе или помнит «как в тумане» происшедшее, что находился в «бессознательном состоянии», «не в себе», хотя окружающие люди могут не отметить у него никаких видимых расстройств сознания. В ряде случаев это даже дает повод обвинить человека в лживости — все видели, что он «не терял сознания». На самом деле во время аффекта порог восприятия многих стимулов окружающей среды может значительно повыситься, и человек временно перестает их осознавать, а реакции его организма определяются в значительной мере действием неосознаваемых сигналов. Стороннему лицу нередко кажется, что он действует, как автомат.

В экспериментах, в которых участвуют люди, можно смоделировать влияние *отрицательной эмоции* на восприятие внешних сигналов. В серии исследований Э. А. Костандова было установлено, что стимуляция в течение 10 с яркими световыми вспышками вызывает отрицательную эмоцию (испуг, тревога, «было неприятно», «в следующий раз предупреждайте»). Приблизительно у половины испытуемых в течение какого-то времени после фотостимуляции порог обнаружения звуковых стимулов явно повышался. В этих случаях начинали регистрироваться вегетативные и биоэлектрические реакции на неосознаваемые звуки, которые до этого никаких реакций не вызывали. Длительность эффекта фотостимуляции была неодинаковой у разных людей: у здоровых лиц она была относительно неболь-

шой — не более 2 мин, у эмоционально неустойчивых, возбудимых людей или перенесших в прошлом черепно-мозговую травму — до 10–15 мин.

Отчетливое влияние на пороги обнаружения (осознания) звуковых стимулов было показано также в исследованиях с использованием эмоционально значимых слов. Опыт проводился следующим образом: измерялся порог обнаружения звукового сигнала; затем через динамик предъявлялось какое-либо нейтральное слово («трава», «кресло» и т. д.) и снова измерялся порог обнаружения; затем снова давалось другое нейтральное слово и измерялся порог; эту процедуру продолжали до тех пор, пока не убеждались, что предъявление нейтрального слова не меняет величину порога слухового ощущения. После этого предъявлялось эмоционально значимое слово и затем также измерялся порог обнаружения звукового стимула. Эмоционально значимые слова подбирались индивидуально и имели отношение к конкретной конфликтной жизненной ситуации испытуемого, например слово «измена» для ревнивого человека или «теща» — для лица, у которого семейные неприятности и т. д. У двух третей испытуемых после предъявления эмоционального слова порог осознания звуковых стимулов существенно повышался, при этом начинали регистрироваться вегетативные и биоэлектрические реакции на неощущаемые звуки, которые до этого не вызывали никаких реакций.

Исследования, проведенные с участием здоровых людей, эмоционально возбудимых личностей и больных, перенесших в прошлом черепно-мозговую травму, показали, что при эмоциональном возбуждении человек может перестать осознавать некоторые объекты окружающего мира, до того воспринимавшиеся им. Однако эти стимулы не всегда безразличны для человека, они могут оказывать влияние на центральную нервную систему, но уже на бессознательном уровне. Более того, слабые внешние раздражения, которые в спокойном состоянии не осознаются и никак не действуют на человека, на фоне эмоционального возбуждения могут изменять те или иные функции организма (в наших опытах это были вегетативные и биоэлектрические реакции), хотя и продолжают оставаться неосознанными.

Диссоциация порогов осознания (обнаружения) внешнего сигнала и физиологических (вегетативных и биоэлектрических) реакций на него при эмоциональном возбуждении происходит в основном вследствие повышения порога осознания сигнала.

Итак, диссоциация порогов осознания (обнаружения) внешнего сигнала и физиологических (вегетативных и биоэлектрических) реакций на него при эмоциональном возбуждении происходит в основном вследствие повышения порога осознания сигнала. При эмоциональном возбуждении выделение полезных сигналов из шумов, очевидно, может происходить на разных структурно-функциональных уровнях центральной нервной системы независимо друг от друга, неодинаково и неоднонаправленно. В весьма общей схематической форме можно говорить, что характер изменения восприятия внешних сигналов, а именно повышение или понижение порога их осознания и выявление физиологических реакций на неосознаваемые стимулы, происходящие на фоне отрицательного эмоционального переживания, определяется сложным взаимодействием многих внешних и внутренних факторов, влияющих на функциональное состояние коры головного мозга и подкорковых структур. Зависимость порогов осознания внешнего сигнала и неосознаваемых реакций от состояния функциональных взаимоотношений различных отделов головного мозга была показана с помощью введения человеку раз-

личных нейрофармакологических средств, действующих преимущественно на определенные структуры. Так, например, кофеин, действующий возбуждающим образом на кору головного мозга, улучшает функцию осознания звукового сигнала и тем самым уменьшает зону его неосознаваемого действия. При действии препаратов (галантамин), в определенных условиях угнетающих активность коры и усиливающих возбудимость некоторых подкорковых структур, на фоне повышения порога обнаружения звукового сигнала начинают регистрироваться вегетативные и биоэлектрические реакции на неосознаваемые звуковые стимулы.

При некоторых патологических состояниях центральной нервной системы человека увеличивается число раздражителей внешней среды, которые не осознаются, но вызывают у него те или иные реакции.

При некоторых патологических состояниях центральной нервной системы человека увеличивается число раздражителей внешней среды, которые не осознаются, но вызывают у него те или иные реакции. Так, большая подпороговая зона обнаруживается у тугоухих людей при функциональных, истерических нарушениях зрительной, кожной или слуховой чувствительности. В пределах этой зоны соответствующие неощущаемые раздражения могут вызывать биоэлектрические, вегетативные и непроизвольные мышечные реакции. В одних случаях, например у слепых, реакции на неосознаваемые звуковые раздражения могут играть важную компенсаторную роль в их ориентации в пространстве. В других случаях, как у больных с последствиями травмы головного мозга, реакции на неосознаваемые внешние стимулы могут составить основу так называемых беспричинных эмоциональных проявлений или поступков, в тяжелых случаях формирующихся в своеобразный дисфорический синдром, когда причина напряженного, нередко злобного настроения неясна самому субъекту.

Значительный интерес у психологов вызывает проблема влияния различных слов, которые по тем или иным причинам не осознаются, на мотивацию поведения человека, оценку предъявляемых в последующем тест-объектов, содержание представлений, образов, фантазий, мнемонические способности. Так, имеется множество данных о том, что эмоционально окрашенные неосознаваемые слова могут влиять на представление субъекта о последующих сознательно воспринятых изображениях. Например, проводится такой опыт: на экране предъявляется хорошо осознаваемый портрет мужчины с нейтральным выражением лица; в паузах между этими предъявлениями на том же экране на очень короткое время (от 4 до 20 мс) даются слова «сердитый» или «счастливый». Перерыв в демонстрации картины и факт экспозиции слова испытуемый воспринимает только как некоторое колебание в изображении картины. Оказывается, что подобное полностью неосознаваемое предъявление слова влияет на оценку «нейтрального» лица — его воспринимают и описывают как более приятное при слове «счастливый» и неприятное — после слова «сердитый». Действие этих слов на неосознаваемом уровне не только может менять первоначальное впечатление о «нейтральном» образе, но и изменять скрытый период словесной оценки (при слове «сердитый» скрытый период увеличивается), а также содержание фантазий при просьбе интерпретировать изображение лица.

Психологи обнаружили интересное явление: влияние неосознаваемых слов не усиливалось с увеличением времени их экспозиции. Это дало основание высказать мнение, что «уменьшение сознания» увеличивает эффективность «подсозна-

тельного» стимула: чем меньше он доходит до сознания, тем он более эффективен, так как субъект не устанавливает связь между ним и «нейтральным» лицом. При этом смысл неосознаваемого слова ассимилируется в реакции субъекта на «лицо». Это, по существу психоаналитическое объяснение, как можно видеть, не опирается на научные факты.

Воздействие неосознаваемых слов на способность к фантазированию исследовали у нормальных взрослых людей. Авторы такого рода работ исходили из предпосылки о том, что на содержание фантазий наиболее сильно влияют неосознаваемые раздражители. По предварительной инструкции испытуемые должны сочинить и написать историю о художественной картине, которая демонстрируется в течение 20 с. В этом же промежутке времени на экране мелькают слова, которые не осознаются. Треть испытуемых получает слова положительного эмоционального тона, другая треть — негативного, а остальные — нейтрального содержания. Рассказ испытуемого по поводу содержания и смысла картины анализируют два психолога, которые не знают о характере подпороговых слов, предъявленных данному субъекту. Если для интерпретации предъявлялась картина с недвусмысленным содержанием, то не отмечалось какого-либо эффекта подпороговых слов на характер свободного рассказа о картине. Достоверное влияние неосознаваемых слов на эмоциональную окраску рассказа наблюдалось в случаях, если картина была написана нечетко или же она была двусмысленного, неопределенного содержания.

Необходимо отметить, что неосознаваемые слова не вызывают больших модификаций фантазий. Как правило, они лишь усиливают наличный фон эмоционального состояния, если совпадают с ним. Например, слова положительного эмоционального тона действуют сильнее в случаях, когда человек должен описать картину с положительным эмоциональным содержанием.

Определяющая роль эмоционального состояния или мотивации в эффекте неосознаваемых слоев была показана в серии исследований американского психолога Д. Спенс. В ее опытах применялись физически слабые словесные стимулы, которые предъявлялись на экране на очень короткое время, так что только в 5% проб испытуемые были в состоянии отличить слайд со стимулом от «пустого» слайда и в 1% из этих проб — опознать слово. Таким образом, неосознаваемые словесные стимулы находились как бы у нижней границы пороговой зоны их действия. Основное наблюдение заключалось в пятикратной экспозиции неосознаваемого слова, а вслед за этим — списка из ясно видимых слов, вперемежку ассоциативно связанных и не связанных с неосознаваемым словом (список слов составляли на основании норм словесных ассоциаций, разработанных в Миннесотском университете). Список показывали испытуемому один раз, затем он должен был вспомнить приведенные в списке слова. За подпороговый эффект принимали разницу между количеством воспроизведенных слов, ассоциативно связанных и не связанных с неосознаваемым словом. Эффект неосознаваемого слова наблюдался только при определенных состояниях человека. Например, спустя 3–4 часа после приема пищи испытуемого просили оценить свое чувство голода в данный момент или же давали прочесть текст, в котором упоминалась вкусная еда. Этими способами оживляли пищевую мотивацию. Затем в качестве неосознаваемых стимулов применяли «пищевые» слова. В этих случаях подпороговый эффект был значительным. Если испытуемый находился в сытом состоянии, эффекта почти не было.

Таким образом, неосознаваемые словесные стимулы оказывают влияние на функцию запоминания и воспроизведения слов только при определенном, достаточно высоком уровне мотивации субъекта. При этом неосознаваемые стимул и функция, на которую он влияет, должны быть связаны с преобладающей в данный момент мотивацией или же с определенным эмоциональным состоянием. Только в этих случаях даже очень слабые неосознаваемые стимулы могут вызвать соответствующий эффект.

Следовательно, для проявления эффекта неосознаваемых слов необходимо, во-первых, чтобы они были эмоционально значимы в данный период времени для субъекта, во-вторых, чтобы уровень мотивации или эмоционального напряжения личности был достаточно высок. Наибольший подпороговый эффект наблюдается при совпадении этих двух переменных факторов. Они не всегда принимаются во внимание при попытках выявить эффект неосознаваемых слов на те или иные физиологические и психологические функции. Это относится в значительной мере к проблеме пресловутого «25-го кадра».

Идея о возможности влиять на мотивацию, эмоциональное состояние и поведение человека, минуя его сознание, вызвала большой интерес и даже тревогу за рубежом не столько среди психологов, сколько во вне- или околонаучных кругах. Особенно большой ажиотаж был среди работников кино и телевизионной рекламы. В США появились сенсационные сообщения о возможности влияния на поведение человека, в частности на выбор им того или иного товара путем воздействия на бессознательном уровне. Утверждалось, что после подпороговых предъявлений между кадрами фильма (25-й кадр) какой-либо рекламной фразы, например «Пейте кока-колу», значительно увеличивалась продажа соответствующего продукта. Воздействие на поведение людей без того, чтобы они знали об этом, могло представить опасность в этическом и даже в политическом плане. В США в 1960-х гг. даже был сделан по этому поводу запрос в конгрессе.

> Для проявления эффекта неосознаваемых слов необходимо, во-первых, чтобы они были эмоционально значимы в данный период времени для субъекта, во-вторых, чтобы уровень мотивации или эмоционального напряжения личности был достаточно высок.

Однако вскоре выяснилось, что утверждения об эффективности «скрытого убеждения», т. е. влияния неосознаваемых рекламных фраз на решение человека приобрести тот или иной продукт, не основаны на методически строгом научном исследовании — не были проведены соответствующие контрольные опыты и корректный статистический анализ. В частности, при оценке стимульного материала как неосознаваемого нередко не учитывали два важных методических положения психофизиологии. Во-первых, порог осознанного восприятия является статистическим понятием и для его правильного определения необходимы многократные измерения; во-вторых, фактический порог постоянно колеблется и зависит от таких факторов, как практика, утомление, психологическая установка, мотивация, эмоциональное состояние.

Более тщательные исследования американских ученых «эффекта 25-го кадра» в общем не подтвердили наделавшие много шума сообщения о том, что слова, не доходящие до сознания, могут существенно изменять поведение человека, влиять на его выбор или внушать определенные действия, которые противоречат его психологическим установкам. Был повторен эксперимент с подпороговым предъяв-

лением рекламной фразы: «Хочу риса», которая вместе с изображением ложки, полной риса, мелькала между кадрами художественного фильма так быстро, что зрители их не осознавали. Достоверного влияния на выбор продукта не было обнаружено. Также не удалось обнаружить влияния неосознаваемой инструкции «выберите с левой (правой) стороны» на реакцию выбора предмета с соответствующей стороны.

Вместе с тем имеются отдельные наблюдения, в которых были получены данные о влиянии неосознаваемых фраз на реакцию выбора. Испытуемые должны были выбрать одну коробку из четырех, отличавшихся друг от друга по форме, размеру и цвету. Предварительно на экране давались слова, одно из которых имело прямое или косвенное отношение к выбору определенной коробки. Продолжительность экспозиции слов в одних случаях соответствовала порогу зрительного опознания, в других — была менее продолжительной. Результаты оказались примерно одинаковыми. Независимо от пороговой или подпороговой продолжительности слова оказывали влияние на выбор коробки. Особое значение при этом эффекте неосознаваемых «намеков» имеет психологическая установка субъекта, т. е. его заинтересованность в решении поставленной задачи. Эти данные еще раз подтверждают справедливость положения о том, что неосознаваемые слова могут оказывать какое-то влияние на функции организма и поведение человека только в случаях, когда они мотивационно или эмоционально значимы.

В заключение следует согласиться с психологами, которые после обстоятельного обзора работ по неосознаваемому восприятию пришли к выводу, что влияние неосознаваемых слов на поведенческие реакции является реальным фактом, однако этот эффект столь трудно уловим и неустойчив, что пока не может быть использован в рекламе или в каких-либо других практических целях.

12.3. Феномен психологической защиты

Экспериментальные исследования влияния на психические и физиологические функции человека слов, которые им не осознаются, были начаты в середине прошлого столетия группой американских психологов *New Look*. При предъявлениях отдельных слов на светодиодном экране было обнаружено, что у нормальных людей, студентов, порог опознания бранных слов («неприличные», табуированные слова) явно повышен по сравнению с порогом нейтральных, т. е. обычных слов. На «табу» слова регистрировались КГР во время таких коротких экспозиций, при которых исследуемые еще не могли правильно назвать эти слова. Если исследуемые высказывали догадки, то такие догадки обычно не были связаны с этим словом.

Было удивительно наблюдать, пишет психолог, как нормальная молодая девушка с ненарушенным зрением в отдельных случаях была не в состоянии прочесть «неприятное» слово, в то время как оно было ясно видно другому наблюдателю. Повышение порога опознания слова стали объяснять как «защиту восприятия», «эмоциональную защиту», а чаще как **психологическую защиту**, играющую роль «фильтра» в зрительном восприятии, который, насколько это возможно, предохраняет субъекта от осознания эмоционально неприятных раздражителей внешней среды. Феномен повышения порога осознания эмоционально неприятных вербальных стимулов был получен также экспериментальным путем: у здоровых взрослых людей вырабатывалась оборонительная условная реакция на отдель-

ные слоги при электрокожном подкреплении. После этого измеряли пороги зрительного опознания различных слогов. Оказалось, что порог опознания слога, на который была выработана оборонительная реакция, явно выше, чем на другие «нейтральные» слоги, хотя какой-либо разницы в степени употребления исследуемыми этих слогов в прошлом не было и нельзя было думать, что они подавляют свою реакцию.

В многочисленных психофизиологических исследованиях показано, что в случаях, когда порог восприятия «конфликтных», связанных с отрицательным эмоциональным переживанием слов повышен, регистрируется их подпороговый эффект, т. е. биоэлектрические и вегетативные реакции возникают раньше, чем исследуемый опознает слово, может его прочесть. **Подпороговая зона** — это разница между порогом опознания (осознания) слова и порогом биоэлектрических и вегетативных реакций на него.

Величина подпороговой зоны у разных людей или же у одного и того же человека колеблется в широких пределах, она зависит от множества факторов (степень эмоционального переживания, уровень мотивации, значимость слова, индивидуальные особенности личности и т. д.). Подпороговый эффект в виде биоэлектрических и вегетативных реакций нередко наблюдается при относительно коротких экспозициях эмоционально неприятных слов, соответствующих нижней половине подпороговой зоны. С увеличением времени предъявления слова этот эффект может даже исчезнуть и вновь появиться уже при околопороговых параметрах стимула, что является, по-видимому, результатом частично осознанного различения слова.

Центральная нервная система человека при определенных условиях в состоянии осуществлять семантическое дифференцирование на неосознаваемом уровне, т. е. различать слова, которые не осознаются.

Наличие неэффективной зоны, когда влияние слов не усиливается с увеличением их экспозиции в пределах подпороговой зоны, а нередко, наоборот, пропадает, служит еще одним экспериментальным доказательством возможности семантического дифференцирования на неосознаваемом уровне. Против предположения о том, что подпороговый эффект эмоциональных слов может быть обусловлен тем, что они «смутно осознаются», говорят результаты специальных опытов, которые показали, что догадки испытуемых о нейтральных словах были больше похожи на действительно предъявляемый стимул, чем в случаях применения эмоциональных слов.

Возникновение биоэлектрических и вегетативных реакций на эмоциональные слова при экспозициях, значительно меньших, чем пороги их опознания, наличие «неэффективной зоны» убеждают в том, что центральная нервная система человека при определенных условиях в состоянии осуществлять семантическое дифференцирование на неосознаваемом уровне, т. е. различать слова, которые не осознаются. Это происходит на основе эмоциональной памяти без оживления в сознании словесных символов в случаях, когда повышен порог осознания эмоционального слова.

Способность структур головного мозга человека осуществлять семантическое дифференцирование на неосознаваемом уровне, т. е. оценить эмоциогенное значение слова на основе информации, не достигающей сознания, тесно связана с особой формой памяти, названной И. С. Бериташвили **эмоциональной памятью**. У человека эта форма памяти обеспечивает воспроизведение эмоционального

состояния без отображения «эмоциогенных» стимулов в образах или словесных символах, без участия свойственной лишь человеку словесно-логической памяти. Эмоциональная память обеспечивается структурами лимбической системы, составляющими интегративный механизм эмоционального поведения. Однако следует помнить, что вовлечение этих «эмоциогенных» структур происходит при помощи импульсов из неокортекса. Подкорковые, лимбические структуры головного мозга человека не имеют аппарата словесной памяти и сличения слов, анализ смыслового содержания слова происходит в неокортексе. Поэтому можно предположить, что воспроизведение эмоционального состояния или реакции в ответ на действие значимых слов, как осознаваемых, так и неосознаваемых, осуществляется и регулируется нервными импульсами из структур новой коры, воспринимающими и перерабатывающими словесную информацию из внешнего мира.

Эмоциональная память обеспечивается структурами лимбической системы, составляющими интегративный механизм эмоционального поведения.

12.4. Безотчетные эмоции

У человека в определенных состояниях могут возникать так называемые **безотчетные эмоции**, когда он не в состоянии понять, почему у него изменилось настроение. Это эмоции, при которых сущность психического состояния исчерпывается неясными переживаниями приятного или неприятного. Такие эмоции из-за их безотчетности, кажущейся беспричинности нередко называли *агностическими*, *эндогенными*. Можно думать, что в этих случаях эмоциональные реакции или состояния возникают на основе условнорефлекторной эмоциональной памяти без участия образной и словесно-логической памяти.

Очевидно, следует допустить существование в головном мозге человека чувствительного механизма, реагирующего на физически очень слабые, но психологически для личности весьма значимые стимулы, в частности, словесные. Функционально-структурная организация этого механизма не обеспечивает осознание эмоционально значимого слова, но его активация может приводить к целому ряду биоэлектрических и вегетативных реакций, а также к изменению некоторых психических функций.

В 1977 г. Э. А. Костандовым была предложена физиологически обоснованная гипотеза о том, как высшие отделы головного мозга «узнают» слово еще до его осознания. Всякий раз, когда в условиях конфликтной жизненной ситуации на человека действует ряд раздражителей, вызывающих отрицательные эмоции, и организуется активное или пассивное оборонительное поведение, формируется или активируется сложная система временных связей не только между нейронами новой коры, воспринимающими условные, в частности словесные, стимулы, но одновременно между вышеназванными нейронами и нейронами структур лимбической системы, в которой интегрируются механизмы эмоционального поведения. В случаях длительных или кратковременных, но сильных эмоциональных переживаний, например, у людей, находящихся в конфликтной жизненной ситуации, наибольшие пластические изменения происходят в нейронах лимбической системы, связанных с эмоциональным поведением, что обусловливает повышение возбудимости структур этой системы. Эти изменения в синапсах и в постсинапти-

ческой мембране нейронов облегчают распространение возбуждения в структурах лимбической системы даже при очень слабой афферентной импульсации, например, в случаях кратковременного воздействия эмоционально значимого стимула, как это было в многочисленных работах с очень короткой экспозицией зрительных словесных стимулов, Поэтому в случаях эмоционального напряжения порог активации временных связей между сенсорными (и гностическими) нейронными комплексами новой коры, воспринимающими зрительные или слуховые словесные стимулы, и структурами лимбической системы может быть значительно ниже, чем порог возбуждения связей между разными участками внутри неокортекса, в частности между воспринимающими и моторными речевыми зонами.

Присущая человеку структурно-функциональная асимметрия полушарий головного мозга в значительной степени обусловлена наличием в левом полушарии моторного центра речи (область Брока). Имеются многочисленные доказательства того, что в обоих полушариях имеются гностические речевые зоны, в которых осуществляется анализ и синтез словесных сигналов, но они не осознаются, если нервные импульсы из этих гностических зон не поступят в моторную речевую область. Тесная и необходимая связь сознания и, в частности осознания окружающей среды с речью, отмечалась не только психологами и клиницистами-неврологами, но и философами. К. Маркс писал: «Язык так же древен, как и сознание; язык есть практическое, существующее и для других людей и лишь тем самым существующее также и для меня самого, действительное сознание, и, подобно сознанию, язык возникает лишь из потребности, из настоятельной необходимости общения с другими людьми» (Соч. М.: Политиздат, 1955, Т. 3. С. 29).

> У человека реакции, связанные с отрицательными эмоциями, в определенных случаях могут воспроизводиться на основе лишь условнорефлекторной эмоциональной памяти (имплицитная память), без участия свойственной человеку словесно-логической памяти.

Положение о связи осознания явлений внешней среды с функционированием механизма передачи нервных импульсов с воспринимающих зон коры в моторный речевой центр и в высшие речевые зоны префронтальной области является центральным пунктом рассматриваемой гипотезы о физиологической основе подпорогового эффекта неосознаваемых слов. Эффект неосознаваемых эмоциональных слов обусловлен разностью в величине порогов активации временных связей, составляющих функциональную систему, которая отражает неприятную или угрожающую жизненную ситуацию. Как уже упоминалось, порог активации структур лимбической системы в случаях длительных и/или сильных эмоциональных переживаний может значительно и надолго понижаться. В этих случаях словесные раздражители, сигнализирующие о конфликтной ситуации, например, при их весьма кратковременном действии или при маскировке другими раздражениями, могут вызвать возбуждение временных связей между воспринимающими речевыми зонами и структурами лимбической системы без активации связей с моторной речевой областью. Таким образом, у человека реакции, связанные с отрицательными эмоциями, в определенных случаях могут воспроизводиться на основе лишь условнорефлекторной эмоциональной памяти (имплицитная память; см. главу 6), без участия свойственной человеку словесно-логической памяти.

Возбуждение структур лимбической системы без активации моторной речевой области и зон префронтальной коры, связанных с высшими речевыми функция-

ми, приводит к тому, что возбуждаются гипоталамические и стволовые механизмы ориентировочной и оборонительной реакций без осознания стимула, вызвавшего эти реакции. Возникающие при этом изменения настроения, а также различные вегетативные (кожно-гальваническая реакция, дыхательная, сосудистая, сердечная) и биоэлектрические (активация коры головного мозга) реакции рассматриваются как эффект неосознаваемого эмоционального слова, обусловленный оживлением следов эмоциональной памяти. Таков, по современным представлениям, нервный механизм безотчетных эмоций.

В многочисленных работах на животных было показано, что структуры лимбической системы, в которых организуются эмоциональные реакции и состояния, действуют на неокортекс, повышают или понижают его возбудимость. Эти восходящие влияния на новую кору со стороны лимбической системы могут приводить к изменению восприятия эмоционально значимых стимулов. В одних случаях, когда преобладают тормозные влияния, нарушается корковая обработка сенсорной, в частности словесной, информации, что приводит к повышению порога осознания эмоционального стимула, т. е. наблюдается явление повышения порога осознания — психологической защиты. В других случаях могут преобладать облегчающие влияния, и тогда будет происходить понижение порога осознания. При этом следует помнить, что характер влияний лимбической системы на новую кору, а следовательно направленность пороговых изменений восприятия эмоциональных слов, определяется сложным взаимодействием многих факторов, в частности исходным функциональным состоянием коры больших полушарий и подкорковых структур. Здесь уместно вспомнить значение уровня мотивации субъекта для развития подпорогового эффекта неосознаваемых слов.

Ряд положений гипотезы о нервных механизмах повышения порога осознания эмоционально значимых стимулов и развития безотчетных эмоций получили экспериментальное подтверждение при регистрации медленной электрической активности мозга.

12.5. Вызванные потенциалы коры больших полушарий головного мозга на неосознаваемые словесные стимулы

Связь осознаваемых и неосознаваемых аспектов восприятия с биоэлектрическими феноменами, в частности с отдельными компонентами вызванной электрической активности головного мозга, представляет интересную, но далеко не решенную проблему психофизиологии. Наиболее пессимистическая точка зрения по этому вопросу исходит из того положения, что при расположении электродов на поверхности коры головного мозга электрическая активность отводится от пирамидных нейронов коры. Вместе с тем возникновение ощущений и образов связано с возбуждением относительно мелких звездчатых нейронов, которые хотя и находятся в участках коры, куда приходят сенсорные импульсы (зрительные, слуховые и т. д.), но их вклад в электрическую активность незначителен. Следовательно, не регистрируется самое интересное, а именно электрическая реакция, связанная с ощущением или оживлением сенсорного образа.

С другой стороны, попытки обнаружить в форме и величине отдельных компонентов вызванных потенциалов коры больших полушарий признаки кодирования специфической сенсорной информации пока безуспешны. У бодрствующего взрослого человека субдурально с обнаженной соматосенсорной коры регистрируется вызванный электрический ответ на слабые раздражения кожи, не ощущаемые испытуемым. Согласно этим данным, критическим фактором для осознания раздражителя является наличие длиннолатентных (до 500 мс) поздних вызванных потенциалов.

Однако существуют факты, не согласующиеся с этим представлением. Как известно, у человека с помощью внушения в гипнотическом состоянии можно изменять субъективное восприятие стимула. Так, например, здоровым людям во время сеанса гипноза в одних случаях внушали, что световой стимул тусклый, в других — яркий, хотя интенсивность стимула оставалась неизменной. В этих условиях величина вызванного потенциала коррелировала с физической интенсивностью стимула и не менялась в зависимости от внушенного субъективного восприятия. При внушенной в гипнозе кожной анестезии не было отмечено изменений величины или формы вызванных потенциалов коры на электрокожное раздражение. На фоне внушенной в гипнозе глухоты с вертекса продолжали регистрироваться такие же вызванные потенциалы на звук, как и до внушения.

Сходные результаты были получены у больных с истерической кожной анестезией одной половины тела. При сопоставлении соматосенсорных вызванных потенциалов коры на раздражения нечувствительной и здоровой стороны с помощью электрической стимуляции кожи руки или нерва не было выявлено существенной разницы между ними. Следовательно, не ощущаемое больным истерией кожное раздражение вызывает корковый электрический ответ, который не отличается от потенциала, регистрируемого на осознаваемое раздражение другой, «здоровой» стороны тела.

При помощи специальных приемов (подача конкурирующего изображения на один из глаз или стабилизация зрительного образа на сетчатке) у бодрствующего здорового человека можно добиться исчезновения субъективного восприятия зрительного стимула. В этом случае со зрительной области коры регистрируются вызванные потенциалы, не отличающиеся по величине и форме от реакций на те же стимулы, но предъявляемые в обычных условиях и осознаваемые испытуемым.

Осознание внешнего стимула и вызываемые им потенциалы коры головного мозга отражают нервные процессы разных функциональных уровней или систем.

Вышеприведенные факты позволяют предположить, что осознание внешнего стимула и вызываемые им потенциалы коры головного мозга отражают нервные процессы разных функциональных уровней или систем. Видимо, справедливо мнение о том, что потенциалы, регистрируемые с поверхности коры, непосредственно не выявляют, не отражают корковые психические процессы, связанные с фактом осознания стимула.

С другой стороны, имеется множество данных о том, что корковые вызванные потенциалы могут существенно меняться под влиянием психических факторов (эмоции, уровень внимания, значимость стимула и т. д.). Получены многочисленные данные об изменениях вызванных корковых потенциалов на эмоционально значимые словесные стимулы и о том, что не существует достоверных корреляций

между величиной порога осознания эмоционального слова и формой или амплитудно-временными параметрами вызванного потенциала на него. Вместе с тем последнее обстоятельство не противоречит мнению о том, что дополнительная локальная активация коры, связанная с эмоциональной значимостью словесного стимула, влияет и на порог его осознания. «Эмоциональная» восходящая импульсация из лимбической системы действует одновременно на разные структурно-функциональные уровни коры головного мозга: на нейрональную систему, обеспечивающую осознание зрительного слова, и на структуры, генерирующие электрическую активность, отводимую со скальпа.

В настоящее время не вызывает сомнения положение о том, что изменения порога осознания эмоционально значимых слов обусловлены дополнительной нервной импульсацией из структур лимбической системы, в которых интегрируются механизмы эмоциональных реакций. Если это так, то надо думать, что восходящее «эмоциональное» воздействие на кору происходит до того, как слово осознается, что и приводит к изменению порога осознания. Это важный пункт для выявления нейрофизиологических механизмов изменений восприятия эмоционально значимых слов, в частности повышения порога их осознания, а следовательно, и для понимания сущности безотчетных эмоций.

Возможность семантического дифференцирования на неосознаваемом уровне, когда слово не осознано, было доказано в экспериментах с регистрацией вызванных корковых потенциалов на нейтральные и эмоционально значимые слова. В качестве словесных стимулов использовались отдельные слова, демонстрируемые на экране на очень короткое время (15 мс) и такой слабой освещенности, что ни один испытуемый ни в одной пробе не мог их прочитать. Все испытуемые воспринимали словесный стимул как тусклую вспышку света на экране, хотя из словесного отчета можно было видеть, что они, как правило, старались его опознать.

Корковый электрический ответ на такого рода стимул регистрируется обычно в виде позднего негативно-позитивного колебания, компонентов *N200* и *P300* (рис. 12.1). Существенная разница в амплитуде этих компонентов вызванного потенциала на нейтральные и эмоциональные слова дает веские основания считать, что в случаях, когда словесный стимул не осознается, в коре головного мозга происходит анализ и синтез его семантических свойств. Ведь только после анализа и «опознания» слова корковыми элементами, воспринимающими зрительную речь, может произойти та дополнительная активация корковых нейронов, связанная с эмоциональным значением слова, которая проявляется в увеличении вызванного ответа коры. Следовательно, для осуществления кортикофугального влияния, которое по механизму обратной связи запускает восходящую импульсацию из лимбической системы на неокортекс, не обязательно осознание эмоционального словесного стимула. Это влияние может осуществляться и без осознания слова или до того, как это произойдет.

Уже приводились многочисленные факты влияния неосознаваемых слов на психологические и физиологические функции организма. Поэтому значение опытов с вызванными потенциалами состоит не только в том, что получено еще одно объективное доказательство неосознанного семантического дифференцирования — весьма удивительного и интересного психического феномена. Главное здесь в том, что данные, полученные при регистрации вызванных потенциалов на неосознаваемые слова, позволяют утверждать, что эмоциональный словесный стимул еще

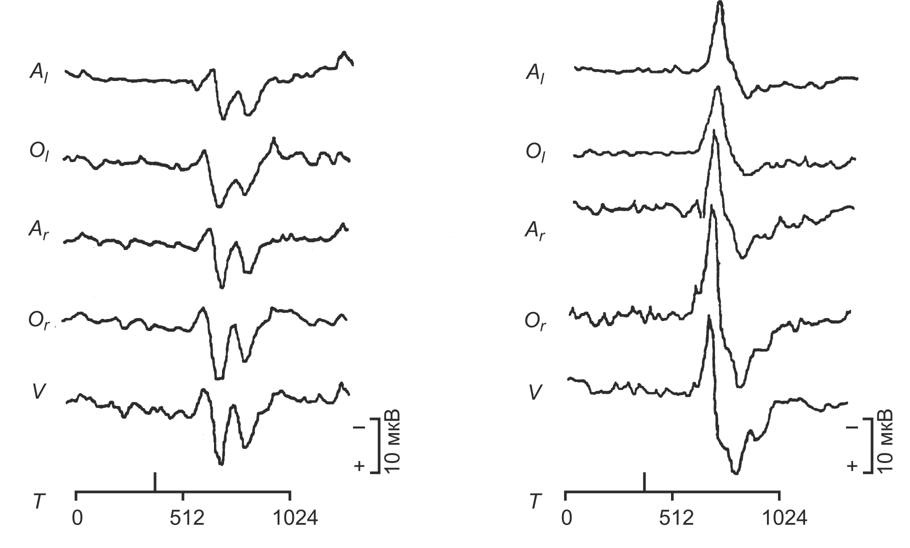


Рис. 12.1. Усредненные вызванные потенциалы на неосознаваемые нейтральные (слева) и эмоциональные (справа) словесные стимулы

Нейтральное слово — «поле», эмоциональное слово — «жена». A_l и A_r — ассоциативные и O_l и O_r — затылочные области левого и правого полушарий; *V* — вертекс; *T* — шкала времени (мс). Линия, ведущая от шкалы времени вверх — момент раздражения

до его осознания по механизму обратной связи в состоянии изменить активность корковых элементов, что и отражается на высших корковых психических функциях, в частности на осознанном восприятии. Эти данные послужили важным звеном в исследовании нервных механизмов одного из наиболее интересных видов психологической защиты, а именно подавления восприятия, повышения порога осознания эмоционально неприятной, негативной информации.

Весьма интересна и важна разница в характере изменений поздних компонентов вызванного потенциала, связанных с эмоциональной значимостью слова, в зависимости от того, осознается оно или не осознается. На осознаваемые эмоционально значимые словесные стимулы изменяются амплитудно-временные параметры только поздней положительной волны, компонента *P300*, и только в затылочной области (напомним, что стимул — зрительный). В вертексе эти изменения не наблюдаются. Если те же эмоциональные слова не осознаются, то облегчение (увеличение амплитуды потенциала) вызванной электрической активности имеет более диффузный характер, происходит и в области вертекса (рис. 12.1). Кроме того, при действии неосознаваемого эмоционального слова увеличивается не только волна *P300*, но и предшествующее ей позднее отрицательное колебание, компонент *N200*.

Разница в электрических корковых реакциях на осознаваемые и неосознаваемые слова подтверждает положение о ключевой роли механизма обратных связей, с помощью которого осуществляется вовлечение структур лимбической системы и восходящих «неспецифических» систем таламуса и ствола мозга в регуляцию корковой активности в соответствии не только с сигнальной значимостью

стимула, но и в зависимости от его осознаваемости. Различия в характере изменений поздних компонентов вызванных корковых потенциалов на осознаваемые и неосознаваемые слова подтверждают высказанное выше предположение о кортикофугальном механизме вовлечения лимбических структур и подкорковых неспецифических систем в корковые реакции на эмоциональные стимулы. В зависимости от осознаваемости или неосознаваемости стимула с помощью механизма обратной связи на кору действуют разные восходящие неспецифические влияния: при осознании — фазические, локальные (из таламуса); при неосознании стимула — тонические, диффузные (из ствола мозга). Этими различиями в участии таламических и стволовых восходящих неспецифических систем, очевидно, можно объяснить особенности корковых вызванных потенциалов на осознаваемые и неосознаваемые стимулы. Иными словами, характер восходящих неспецифических влияний при действии эмоционально значимой словесной информации определяется кортикофугальными импульсами. При осознании стимула эта дополнительная «эмоциональная» активация коры больших полушарий более локальна, приурочена к корковым структурам, воспринимающим данный стимул. Очевидно, возбуждение высших структурно-функциональных уровней в фронтальной и префронтальной областях, обеспечивающее осознание слова, определяет характер нисходящих регулирующих влияний на лимбические структуры и таламическую неспецифическую систему избирательного внимания, а через них по механизму обратной связи изменяет активацию коры соответствующих корковых нейронов. Более дробной, локальной активацией коры головного мозга при осознании стимула осуществляется тонкое, дифференцированное, более адекватное приспособление к явлениям окружающей среды, чем в случаях, когда последние не осознаются. Вместе с тем, по-видимому, физиологически оправданно и биологически целесообразно, что еще не вполне опознанный стимул вызывает более диффузную активацию коры больших полушарий, подготавливая ее к более полному восприятию еще не осознаваемых семантических свойств словесного стимула.

Итак, анализ вызванной электрической активности коры на отдельные слова показал, что при действии эмоционального слова существенно меняется уровень активации коры больших полушарий, и выявил значимые пространственные различия этой активации в зависимости от осознаваемости или неосознаваемости стимула.

12.6. Функциональная асимметрия полушарий головного мозга и бессознательное

Проблема естественно-научного изучения бессознательных психических явлений, и в частности неосознаваемого восприятия, феномена «психологической защиты», безотчетных эмоций, неосознаваемого обучения, неосознаваемых установок, тесно связывается с исследованиями в области структурной и функциональной асимметрии больших полушарий головного мозга человека. Решающую роль в этом сыграли замечательные исследования нобелевского лауреата Р. Сперри и его сотрудников, проведенные с участием людей, подвергшихся операции «расщепления мозга». Такие операции проводились с лечебной целью на больных тяжелой

формой эпилепсией, судорожные припадки у которых были очень частыми и их не удавалось устранить медикаментозными средствами. В результате полной перерезки мозолистого тела, передней и гиппокампальной комиссур анатомические связи между левым и правым полушариями прерываются. Эти люди имеют как бы два мозга с полушариями, функционирующими изолированно друг от друга. Все, что «воспринимает» или «испытывает» одно полушарие, остается «неведомым» для другого. Это было показано в целом ряде остроумных и оригинальных экспериментов, которые проводились в отдаленном послеоперационном периоде. После операции общие судорожные припадки прекращались, и больные возвращались к обычной жизни, а иногда даже к работе. Как показали наблюдения, элементарное поведение людей после операции расщепления мозга было в общих чертах нормальным, и при обычном клиническом обследовании у них не отмечалось заметных расстройств воли, эмоций, сознания, мышления и речи.

Анатомические особенности зрительных проводящих путей дают возможность осуществлять в эксперименте зрительную сенсорную стимуляцию отдельного полушария не только у больных с разобщенными полушариями, но и у нормальных людей с сохранными связями между полушариями.

Как известно, у человека нервные импульсы, возникающие в сетчатке глаза от объекта, находящегося в правом поле зрения, поступают в левое полушарие, а из левого поля зрения — в правое полушарие. Это происходит вследствие перекреста (неполного) зрительных путей и того факта, что изображение в одном из полей зрения падает на те половины сетчатки глаза, зрительные волокна которых поступают в полушарие, противоположное данному полю зрения.

Эти анатомические особенности зрительных проводящих путей дают возможность осуществлять в эксперименте зрительную сенсорную стимуляцию отдельного полушария не только у больных с разобщенными полушариями, но и у нормальных людей с сохранными связями между полушариями. Возможность латерализованной подачи зрительной информации была доказана на исследуемых с разобщенным мозгом. Это принципиальное достижение Р. Сперри, имеющее важное значение для развития экспериментальных исследований асимметрии полушарий. Обязательными условиями методики исследования являются использование фиксационной точки в центре экрана (рис. 12.2) и короткая длительность экспозиции зрительного объекта (не более 150 мс), так чтобы испытуемый не успевал перевести взор в его сторону.

Нейропсихологические исследования с латерализованной подачей зрительной информации в отдельное полушарие у людей с разобщенными полушариями значительно продвинули научные представления о роли левого и правого полушарий в функциях восприятия речи и осознания явлений окружающего мира. При организации экспериментов, кроме того, учитывалось, что афферентные волокна, проводящие нервные импульсы от кожных рецепторов, и нисходящие двигательные пирамидные пути почти целиком перекрещиваются. Эти анатомические особенности чувствительных, афферентных и двигательных, эфферентных проводящих путей в центральной нервной системе дали возможность изучать возможности и вклад отдельного полушария в организацию не только функции восприятия, но и коркового контроля эмоций, логического мышления, интерпретации собственных поступков и т. д.

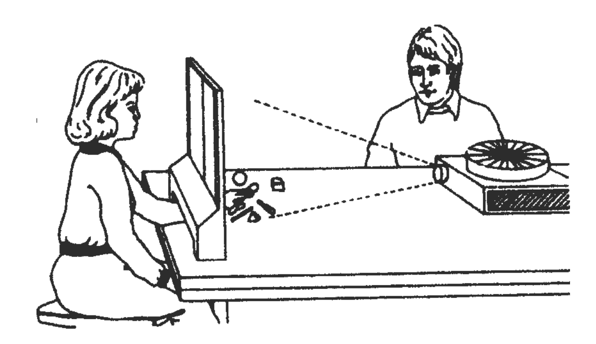


Рис. 12.2. Экспериментальная установка для исследований испытуемых с «расщепленным мозгом»

Изображение проецируется на просвечивающий экран справа или слева от центральной черной точки, на которой фиксирован взор испытуемого

В серии опытов исследуемому с разобщенными полушариями, который фиксировал взор на световой точке в центре экрана, на короткое время (30–100 мс) предъявлялись зрительные стимулы в правой или левой части экрана. Как мы уже говорили, с помощью этого приема удается направить зрительную афферентную импульсацию изолированно в правое (изображение предъявляется в левом поле зрения) или же в левое полушарие (изображение — в правом поле зрения). На столе перед испытуемым лежат различные мелкие предметы, которые он может ощупывать той или другой рукой, но их он не видит (рис. 12.3).

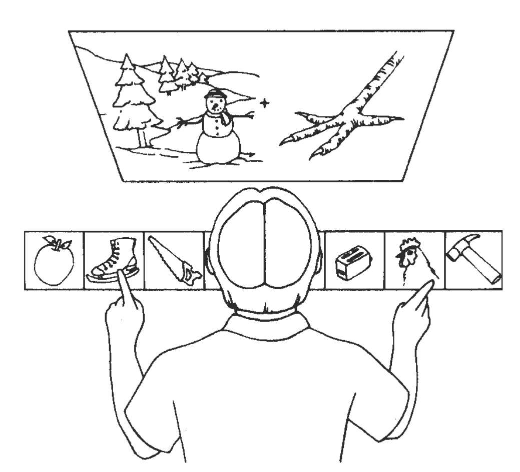


Рис. 12.3. Одновременное предъявление с помощью тахистоскопа различных стимулов правому и левому полушарию в опыте с концептуальным тестом (М. Газзанига)

Испытуемый выбирает каждой рукой подходящее изображение. Он делает это в соответствии с объектом, предъявленным тому или другому полушарию. При словесном объяснении его левое полушарие постоянно стремится дать разумное обоснование тому выбору, которое сделало правое, хотя левое полушарие не имеет никакого представления о том, что именно видело правое, и видело ли оно вообще что-нибудь

Если изображение какого-либо предмета проецировать в левое поле зрения, когда сенсорная информация поступает изолированно в правое полушарие, то человек с разобщенными полушариями, ощупывая левой рукой предметы, лежащие на столе (без зрительного контроля!), может выбрать из них тот, который соответствует изображенному на экране. Но назвать этот предмет он не может. Более того, нередко исследуемый заявляет, что ничего не видел или же произносит какое-либо слово наугад. Если же ему дать возможность взять этот предмет в правую руку, он тотчас правильно его называет.

Следовательно, если зрительная импульсация от стимула в левом поле зрения поступает только в правое полушарие, а у лиц с «расщепленным мозгом» связь между полушариями отсутствует, осознания данного стимула и вербального обозначения его не происходит. Для этого необходимо, чтобы информация о стимуле поступила в левое, так называемое *речевое полушарие*. Но вместе с тем при изолированном поступлении сенсорной импульсации в правом полушарии создается зрительный образ объекта внешней среды, который может «иррадиировать» в гаптическую сферу. О последнем говорит способность исследуемого отобрать соответствующий предмет ощупью, т. е. на основе кинестетического образа данного предмета. Таких экспериментов было проведено множество. В них исследуемые не могли назвать предмет или написать его название, т. е. осознать его, так как у них разрушены связи между полушариями мозга. Такие же результаты можно получить, если человеку с разобщенными полушариями завязать глаза и предложить на ощупь взять левой рукой такой же предмет, какой у него находится в правой руке. Это, казалось бы, простое задание исследуемый выполнить не может. Но если ему позволить произнести вслух название предмета в правой руке, то он легко находит левой рукой соответствующий предмет.

В «немом» правом полушарии имеются гностические зоны, воспринимающие речь.

Последний пример ясно показывает, что в «немом» правом полушарии имеются гностические зоны, воспринимающие речь. Невозможность вербализации не обусловлена неспособностью правого полушария воспринимать и анализировать речь, т. е. понимать ее (в известных ограниченных пределах). Это неоднократно было продемонстрировано на людях с «расщепленным мозгом»: при короткой экспозиции в левом поле зрения отдельных слов, например «ключ», «вилка», «карандаш», когда зрительная информация поступает изолированно в правое полушарие, исследуемый не может их назвать, не осознает их, но он в состоянии на ощупь отобрать левой рукой соответствующие предметы, которые эти слова обозначают. Следовательно, как показали исследования Р. Сперри и его сотрудников, правое полушарие, хотя и в ограниченной степени, способно воспринимать и анализировать словесную информацию и адекватно ее семантическому содержанию проводить соответствующие произвольные действия, например отбирать предметы. Дефицит, вернее, ограниченность, правого полушария по отношению к речи выражается в неспособности «понимать» глаголы и соответственно на них реагировать. Но, что особенно важно для психофизиологии сознания и бессознательного, человек с «расщепленным мозгом» при подаче зрительной информации изолированно в правое полушарие не в состоянии осознать стимулы и дать адекватное объяснение своим двигательным реакциям на них.

Очевидно, для осознания любого явления внешней среды и его словесного определения необходимо, чтобы сенсорная нервная импульсация, им вызванная, непо-

средственно или опосредованно поступила в левое полушарие, в котором находятся «центры речи». Отсутствие в правом полушарии речевых центров, вернее, сложного комплекса структурно-функциональных связей между воспринимающими, гностическими и двигательными речевыми зонами, определяет его неспособность вербализации и осознания стимулов. Данные, полученные в исследованиях с «расщепленным мозгом», показали, что в воспринимающих и гностических зонах обоих полушарий осуществляется семантическое дифференцирование, т. е. корковый анализ и синтез словесных стимулов (в правом полушарии значительно хуже и в весьма ограниченной степени), но они не будут осознаваться, если нервные импульсы из этих зон не поступят в моторную речевую область. Очевидно, активация означенного комплекса связей воспринимающих и гностических зон левого полушария с моторным речевым центром является решающим звеном в механизмах головного мозга человека, обеспечивающих осознание внешнего явления.

Для осознания любого явления внешней среды и его словесного определения необходимо, чтобы сенсорная нервная импульсация, им вызванная, непосредственно или опосредованно поступила в левое полушарие, в котором находятся «центры речи».

Исследования людей с «расщепленным мозгом» дали множество фактов, подтверждающих точку зрения о том, что у человека в правом полушарии может храниться информация независимо от левого полушария. Можно привести, например, такой факт: молодой девушке с «расщепленным мозгом» среди серии геометрических фигур в правое полушарие было подано изображение обнаженного тела. Девушка при этом вспыхнула и стала хихикать. На вопрос экспериментатора, что она видела, исследуемая ответила: «Ничего, только вспышку света», — и захихикала снова, прикрывая рот рукой. «Почему же ты смеешься?» — спросил экспериментатор. «О, доктор Сперри, у вас какая-то машина», — ответила пациентка.

Если не знать ее неврологической истории, то, без сомнения, этот эпизод можно рассматривать как явный пример так называемой психологической защиты по З. Фрейду, т. е. подавления восприятия эмоционально конфликтного сексуального материала. Была выдвинута гипотеза, согласно которой у здоровых, с интактным головным мозгом людей психические явления в правом полушарии могут функционально изолироваться от левого полушария путем селективного торможения передачи нервных импульсов через мозолистое тело и другие комиссуры головного мозга, соединяющие оба полушария.

Таким образом, в исследованиях на людях, подвергшихся операции анатомического разобщения полушарий головного мозга, получены многочисленные доказательства того, что память о явлениях внешней среды, особенно эмоционально значимых для субъекта, может храниться односторонне в правом полушарии. Можно провести прямую параллель между функционированием изолированного правого полушария у лиц с «расщепленным мозгом» и неосознаваемыми психическими процессами. Функционально или анатомически изолированное правое полушарие в состоянии осуществлять безотчетное эмоциональное поведение, не согласующееся и даже противоположное по своему характеру с поведением, организуемым левым полушарием. Например, одной рукой человек

Память о явлениях внешней среды, особенно эмоционально значимых для субъекта, может храниться односторонне в правом полушарии.

с «расщепленным мозгом» может нападать на какой-то объект, а другой рукой защищать его.

Люди с разобщенными полушариями в реальной жизни могут испытывать трудности с координацией целенаправленных произвольных действий. Они связаны с контролированием двигательных актов, иннервируемых правым полушарием, когда левая рука может производить движения, не согласующиеся с сознательным намерением и поведением субъекта. В подобных случаях такие люди иногда называют «проказницей» левую руку. Возникает вопрос о наличии двух систем мышления у человека, двух систем когнитивной деятельности — неречевой и речевой. При этом ощущение целостности личности и свободы воли обеспечивается деятельностью левого полушария, расположенной там системой внутренней и внешней речи, составляющей основу самосознания. Высказывается мнение о том, что левое полушарие осуществляет специфическую функцию интерпретатора деятельности правого полушария.

Эта уникальная, присущая только человеческому мозгу функция интерпретатора дает возможность человеку создавать гипотезы о причинах своих действий и поступков и, таким образом, является основой формирования и видоизменения мнений у субъекта об окружающем мире и своих реакциях на него, освобождающем тем самым его в какой-то степени от оков внешних сигналов.

В качестве яркого примера можно привести результаты нейропсихологического исследования с так называемым *стимульным концептуальным тестом* больного с полностью разобщенными полушариями (схема эксперимента показана на рис. 12.3). На экране испытуемому одновременно показывали две картинки, одна из них (лапа курицы) предъявлялась таким образом, что вся информация поступала в левое полушарие, а другая (снежный пейзаж) — в правое полушарие. Затем исследуемого просили выбрать из ряда картинок, располагаемых в центре поля зрения, одну, которая наиболее, по его мнению, ассоциируется с картинками, предъявленными ранее. Как мы помним, каждая рука иннервируется противоположным полушарием. В ряду картинок находились два изображения, которые, очевидно, должны были ассоциироваться с соответствующим латерализованным стимулом — это курица (куриная лапа) и лопата (снежный пейзаж). Исследуемый выбрал лопату левой рукой и курицу — правой. На вопрос, почему он отобрал эти картинки, он, т. е. его левое полушарие, ответил: «О! Это просто. Лапа принадлежит курице, а лопата необходима, чтобы убирать за ней». В этом опыте левое полушарие, наблюдая за реакцией левой руки, которая выбрала лопату (напомним, что до этого в правое полушарие подавалось изображение снежного пейзажа), интерпретирует это действие в контексте своего объема знаний о ситуации опыта, который не включает в себя правополушарную информацию о снежном пейзаже. В другом опыте тот же испытуемый, которому предъявлялись те же изображения, быстро и адекватно выбрал правой рукой картинку с курицей. Затем он выбрал левой рукой рисунок с коньком. На вопрос «Что вы видели?» он ответил: «Я видел лапу и выбрал курицу, а курицу нужно чистить от перьев коньком».

> Ощущение целостности личности и свободы воли обеспечивается деятельностью левого полушария, расположенной там системой внутренней и внешней речи, составляющей основу самосознания.

На протяжении всех серий опытов, которые проводил М. Газзанига в 1989 г., левое полушарие постоянно «разъясняло», почему им было выбрано то или иное

изображение. Оно пыталось объяснить выбор, сделанный правым полушарием, связав это объяснение со своим собственным выбором.

В контексте приведенных фактов, по-видимому, может быть оправдано старое определение левого полушария как доминантного. Оно доминантно в отношении системы контроля поведения со стороны самосознающей личности, хотя в какой-то степени эта целостность психической деятельности может быть иллюзорной, кажущейся субъекту единством его «Я».

Все нормальные люди испытывают сильное желание избежать дисгармонии между своими поступками и убеждениями. Например, человек, который считает себя добрым и порядочным, совершив необдуманный, неблаговидный поступок, в результате нередко чувствует себя весьма дискомфортно. Он пытается устранить этот диссонанс между своими убеждениями, представлениями о себе и сомнительным поступком путем интерпретации его, поиска оправданий, логических объяснений и т. д. Этот механизм психологической защиты, как показывают интереснейшие опыты М. Газзанига, связан с деятельностью левого полушария, с так называемой *интерпретационной корой*.

На основе результатов, полученных при исследовании людей с «расщепленным мозгом» и данных так называемой *палеопсихологии*, Дж. Джейнсом была высказана очень интересная, хотя и спекулятивная, гипотеза о бикамеральном мышлении, или бикамеральном разуме. Он полагает, что сознание в современном понимании этого понятия появилось у человека всего около 3000 лет назад, когда стала развиваться письменная речь. Несколько тысяч лет назад у человека не были столь хорошо развиты функции интерпретационной коры левого полушария, и оба полушария могли действовать более независимо друг от друга, чем у человека наших дней. Речь у древнего человека, генерируемая правым полушарием, воспринималась левым полушарием, но она вследствие недостаточно развитого самоанализа, осознания своего «Я» как источника «слышимых» слов, интерпретировались им как «глас божий». Вспомним древних пророков, так красочно описанных в Библии. Согласно привлекательной гипотезе Джейнса, которую, к сожалению, трудно проверить экспериментально, конец бикамеральному мышлению пришел в результате развития письменности и культуры где-то около VII в. до н. э.

Р. Сперри считал, что люди с «расщепленным мозгом» обладают двумя независимыми сферами сознания. По его мнению, каждое полушарие имеет свою собственную сферу сознания относительно восприятия, познания, воли, обучения и памяти. Это, с его точки зрения, относится к правому полушарию в не меньшей степени, чем к левому, хотя последнее может «говорить». С этим утверждением не все согласны, например, один из выдающихся нейрофизиологов XX в., лауреат Нобелевской премии Дж. Экклс считал, что правое полушарие, как компьютер, в состоянии осуществлять сложные акты различения, опознания и обучения, но оно полностью лишено сознательного опыта. Эти разногласия двух выдающихся ученых в основном обусловлены различиями в понимании термина «сознание», что еще раз заставляет нас вспомнить одно из основных правил психофизиологии: прежде чем пытаться выяснить физиологическую природу какого-либо психического явления, необходимо четко определить, какое психологическое содержание подразумевается под обсуждаемым понятием. Поэтому так важны четкие определения терминов и понятий о сознании и неосознаваемых психических явлениях.

Как видим, нейропсихологические исследования людей с «расщепленным мозгом» дали большой материал, позволяющий связывать неосознаваемые психические функции преимущественно с деятельностью правого полушария. Для обоснования этой точки зрения можно привести также клинические и электроэнцефалографические данные, полученные у людей с сохранными анатомическими связями между большими полушариями: больные с поражением теменно-затылочной области правого полушария не видят образных снов; в быстрой (парадоксальной) фазе сна, когда имеется наибольшая вероятность сновидений, в правом полушарии наблюдается более выраженная активация ЭЭГ; одностороннее разрушение у человека правого гиппокампа приводит к дефициту невербальной памяти, к нарушению зрительно-пространственной памяти.

В 70-х гг. прошлого столетия была высказана интересная мысль о том, что правое полушарие является источником бессознательной мотивации, при этом оно вносит свой характерный вклад, «свой голос» в осуществление психических функций на сознательном уровне.

Современный уровень нейрофизиологических знаний, существующие и быстро прогрессирующие методические возможности объективного экспериментального изучения когнитивных функций у человека позволяют все дальше продвигаться в познании физиологической основы ряда бессознательных психических явлений. Конечно, это продвижение относительно невелико и происходит не так быстро, как хотелось бы. Но то, что уже сделано, не оставляет никаких сомнений в том, что бессознательные психические явления, до последнего времени являющиеся объектом спекуляций и получающие в большинстве случаев идеалистическое толкование, могут изучаться научными психофизиологическими методами и объясняться с естественнонаучных позиций современной нейрофизиологии.

Дополнительная литература

Беритов (Бериташвили) И. С. Структура и функции коры большого мозга. М.: Наука, 1969.

Костандов Э. А. Восприятие и эмоции. М.: Медицина, 1977.

Костандов Э. А. Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознаваемое восприятие. М.: Наука, 1983.

Сперри Р. У. Перспективы менталистской революции. Возникновение нового научного мировоззрения // Мозг и разум. М.: Наука, 1994. С. 20–44.

Глава 13
СОН И СНОВИДЕНИЯ

13.1. Активное наступление сна или лишение бодрствования?

Уже в самых ранних исследованиях механизмов сна четко намечаются две основные точки зрения на эту проблему. Первая — сон возникает в результате активного процесса, возбуждения определенных структур («центров сна»), которое вызывает общее снижение функций организма (*активные теории сна*). Вторая — это *пассивные теории сна*, или теории *деафферентации*, согласно которым сон наступает пассивно в результате прекращения действия каких-то факторов, необходимых для поддержания бодрствования. Различия между этими направлениями удачно определил Н. Клейтман, писавший, что «заснуть» и «не суметь остаться бодрствующим» — это не одно и то же, так как первое предполагает активное действие, а второе — пассивное устранение активного состояния.

> «Заснуть» и «не суметь остаться бодрствующим» — это не одно и то же.

В первых неврогенных теориях сна, возникших в конце XIX — начале XX в. в результате клинических наблюдений после эпидемии летаргического энцефалита, отражаются эти две противоположные тенденции. Так, Л. Маутнер пришел к выводу, что причиной наступления сна при этом заболевании была опухоль в области среднего мозга, вызывавшая сдавление афферентных путей и прекращение потока сенсорных импульсов в высшие отделы мозга. Фон Экономо же считал, что сон наступает в результате торможения таламуса и коры больших полушарий «центром сна». Исходя из противоположного характера ведущих симптомов заболевания (сонливости или бессонницы), он полагал, что центр сна состоит по крайней мере из двух частей — *каудальной* части, являющейся как бы центром бодрствования, и *ростральной*, действующей как центр сна.

Первыми экспериментальными исследованиями, свидетельствующими о существовании центра сна, были работы В. Гесса. Показав, что слабое электрическое раздражение четко ограниченной области промежуточного мозга у подопытных кошек вызывало сон со всеми подготовительными фазами (потягивание кошки, умывание, принятие характерной позы), В. Гесс высказал предположение, что существует центр, возбуждение которого обеспечивает наступление естественного сна. В дальнейшем опыты В. Гесса были подтверждены многочисленными исследователями, которые вызывали наступление сна у подопытных животных при помощи электрического и химического раздражения гипоталамуса и прилежащих структур, и теория о центре сна получила значительное признание.

Однако против подобного локализационистского объяснения механизма возникновения сна решительно выступал И. П. Павлов. Он рассматривал сон как результат торможения коры больших полушарий; при этом его теория сна не исключала участия и подкорковых структур в возникновении сна. В качестве основных этапов в дальнейшем развитии «пассивных» теорий можно отметить работы Н. Клейтмана, который пришел к выводу о том, что сон — это «легко обратимая пассивность высших функциональных центров коры», которая наступает в результате уменьшения потока афферентной импульсации. Эксперименты Ф. Бремера с поперечными перерезками на разных уровнях ствола мозга кошки, показавшие, что межколликулярная перерезка приводит к картине сна на ЭЭГ (спящий «*cerveau isole*»), тогда как перерезка на границе головного и спинного мозга не изменяет картину бодрствования на ЭЭГ (бодрствующий «*encephale isole*»), подтверждали представление о сне как следствии деафферентации коры больших полушарий. В результате опытов с разрушением различных областей промежуточного мозга у обезьян, приводивших к наступлению сна, С. Рэнсон пришел к выводу о том, что гипоталамус является центром «интеграции эмоционального выражения», и сон наступает в результате периодического снижения активности этого центра бодрствования.

Открытие Дж. Моруцци и Х. Мэгуном в 1949 г. **восходящего активирующего влияния неспецифической ретикулярной системы** (ВРАС) значительно усилило позиции пассивных теорий сна. Поддержание бодрствующего состояния объяснялось теперь тоническим влиянием ВРАС. Дальнейшие исследования привели к открытию и других активирующих систем — диффузной и специфической таламической систем и активирующих структур заднего гипоталамуса (см. главу 8).

Впоследствии в целом ряде работ было показано, что раздражение ретикулярных структур ствола мозга может вызывать не только пробуждение, но и сон. Так, низкочастотное раздражение почти всех исследуемых пунктов ретикулярной формации (область среднего мозга, моста и продолговатого мозга) у кошек вызывало наступление сна, что позволило Дж. Росси и А. Цанкетти предположить существование в стволе мозга двух антагонистических механизмов — *десинхронизирующего* (пробуждающего) и *синхронизирующего* (вызывающего сон), — поэтому сон не пассивное состояние отсутствия бодрствования, а результат активного торможения деятельности мозга. Моруцци также привел экспериментальные доказательства того, что в нижних отделах ствола мозга имеются синхронизирующие структуры, действующие как антагонисты ВРАС. К синхронизирующим структурам, раздражение которых может вызвать наступление сна у животного, позже были отнесены и хвостатое ядро, и неспецифическая таламическая система, и структуры базальной части переднего мозга, в частности преоптическая область.

Одна из попыток создания единой теории сна была предпринята П. К. Анохиным. Состояние сна он представлял как результат проявления целостной деятельности организма, строго координирующей корковые и подкорковые структуры в единую функциональную систему. В своей гипотезе П. К. Анохин исходил из того, что гипоталамические «центры сна» находятся под тоническим угнетающим влиянием со стороны коры больших полушарий. Именно поэтому при ослаблении этого влияния вследствие снижения рабочего тонуса корковых клеток («активный сон» по Павлову) гипоталамические структуры как бы «высвобождаются» и определяют всю ту сложную картину перераспределения вегетативных компонентов,

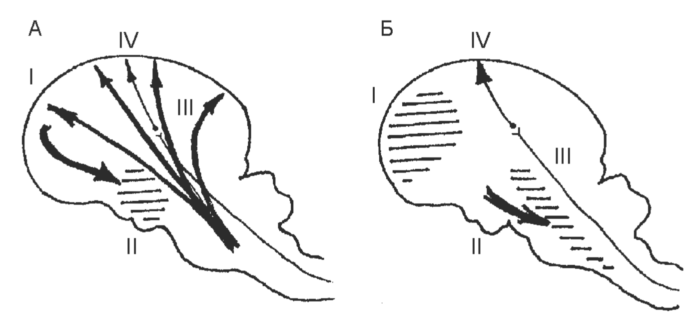


Рис. 13.1. Схема взаимодействия «центров сна» и «пробуждающих» структур при бодрствовании и наступлении сна (по П. К. Анохину)

А — бодрствование. Корковые влияния (I) тормозят «центры сна» (II) и восходящие активирующие влияния ретикулярных структур (III), так же как и возбуждения, идущие по лемнисковым путям (IV), свободно достигают коры. Б — сон. Заторможенные отделы коры (I) перестают оказывать сдерживающие влияния на «центры сна» (II), и они блокируют восходящие активирующие влияния (III), не затрагивая возбуждений по лемнисковым путям (IV)

которая характерна для состояния сна. При этом гипоталамические центры оказывают угнетающее влияние на восходящую активирующую систему, прекращая доступ в кору всего комплекса активирующих воздействий (и наступает «пассивный сон» по Павлову). Эти взаимодействия представляются циклическими, поэтому состояние сна может быть вызвано искусственно (или в результате патологического процесса) воздействием на любую часть этого цикла (рис. 13.1).

В качестве иллюстрации этой гипотезы рассматривается сон новорожденного — поскольку в коре еще не имеется достаточно зрелых элементов для активного нисходящего тормозного влияния на уже значительно созревшие гипоталамические структуры, основным состоянием новорожденного является состояние сна. Причиной пробуждения является голод — возбуждаемые «голодной» кровью гипоталамические структуры реципрокно затормаживают «центры сна», устраняя их угнетающее влияние на активирующие системы, и ребенок просыпается. После насыщения восстанавливаются прежние соотношения, и ребенок снова засыпает.

В настоящее время после открытия целого ряда активирующих и синхронизирующих структур мозга, а также многочисленных пептидов и нейротрансмиттеров (см. далее), участвующих в регуляции цикла «сон — бодрствование», эта схема наполняется новым содержанием.

13.2. Единый процесс или различные состояния?

В 1953 г. Е. Азеринский и Н. Клейтман открыли феномен «быстрого» сна и тем самым — новую эру в изучении сна. Если раньше пассивные и активные теории регуляции сна рассматривали бодрствование как состояние, противоположное сну, а сон сам по себе считался единым феноменом, то теперь идея монолитного сна оказалась разрушенной и стали изучаться механизмы как медленного, так и быстрого сна. В итоге в настоящее время *регуляторные процессы медленного сна связываются со структурами промежуточного мозга, а быстрого сна — главным образом со стволовыми структурами моста.*

В 1960–1970-е гг. М. Жуве, основываясь на обширных исследованиях с пересечениями и повреждениями мозга, а также фармакологических и нейроанатомических данных, предложил *моноаминергическую* теорию регуляции цикла «сон — бодрствование». Согласно этой теории, медленный и быстрый сон связаны с активностью различных групп моноаминергических нейронов — в регуляцию медленного сна включены серотонинергические нейроны комплекса шва, в то время как норадренергические нейроны ответственны за наступление быстрого сна. Впоследствии было показано участие различных нейротрансмиттеров в регуляции медленного и быстрого сна. В табл. 13.1 сопоставляется влияние различных нейротрансмиттеров на медленный и быстрый сон (по R. Drucker-Colin, H. Merchant-Nancy, 1995).

Таблица 13.1

Характер влияния нейротрансмиттеров на сон

Вещество	Относительное количество	Влияние	
		на медленный сон	на быстрый сон
Серотонин	Избыток Недостаток	+ –	– –
Норадреналин	Избыток Недостаток	нет –	+ разнонаправл.
Ацетилхолин	Избыток Недостаток	– нет	+ –
Дофамин	Избыток Недостаток	– +	– +
Гистамин	Избыток Недостаток	– +	нет нет
ГАМК	Избыток	+	разнонаправл.

Различие механизмов медленного и быстрого сна подтверждается также и в нейрогуморальных концепциях сна, основоположником которых является А. Пьерон. Еще в начале прошлого столетия в экспериментах на собаках он обнаружил, что если собаке ввести спинномозговую жидкость других собак, лишенных сна в течение нескольких суток, она засыпает. Исходя из этого, Пьерон предположил, что наступление сна связано с накоплением в организме определенных веществ (гипнотоксинов). Впоследствии «фактор сна» многочисленные исследователи выделяли из спинномозговой жидкости, крови и мочи различных животных, и с каждым годом увеличивался список обнаруженных в организме веществ, связанных со сном. Р. Друкер-Колин и Н. Мерчант-Нэнси (R. Drucker-Colin, H. Merchant-Nancy) в 1995 г. суммировали полученные данные в таблицу, где представили все пептиды, изучавшиеся на предмет влияния на сон (табл. 13.2). Авторы объясняют обилие этих веществ тем, что все они действуют посредством какого-то еще неизвестного механизма, ответственного за наступление сна, а единственного «фактора сна» в понимании А. Пьерона реально не существует.

Таблица 13.2
Характер влияния пептидов на сон

Вещество	Влияние	
	на медленный сон	на быстрый сон
Нейропептиды		
Вазоактивный кишечный полипептид	нет	+
CCK-8 (холецистокининовый октапептид)	+	+
Эндорфины, энкефалины	нет	нет
Аргинин-вазотоцин	+	нет
Ангиотензин	+	нет
Ренин	нет	—
DSIP (пептид, вызывающий медленный сон)	+	нет
Интерлейкин-1	+	нет
Интерферон-a2	+	нет
Мурамил-дипептид	+	нет
Субстанция *P*	нет	—
Гормон роста и его производные	нет	+
Фактор, высвобождающий гормон роста	+	+
Кортикотропино-подобный пептид	нет	+
Соматостатин	нет	+
a-MSH	+	нет
Инсулин	+	+
АКТГ (адренокортикотропный гормон)	—	—
Другие вещества		
Спинномозговая жидкость депривированных животных	нет	+
Простагландин *D*2	+	нет
Уридин	+	нет

Ко всем перечисленным веществам нужно добавить мелатонин, который выделяется эпифизом только ночью и также играет важную роль в поддержании сна.

Таким образом, результаты обширных нейрофизиологических, нейрохимических и нейрогуморальных исследований свидетельствуют не только о сложности и многообразии взаимодействия различных факторов в регуляции цикла «сон—бодрствование», но и о различии механизмов медленного и быстрого сна.

13.3. Стадии медленного сна и быстрый сон

Основные данные, полученные за годы многочисленных и разнообразных исследований сна, сводятся к следующему. Сон — не перерыв в деятельности мозга, это просто иное состояние. Во время сна мозг проходит через *несколько различных фаз, или стадий, активности, повторяющихся с примерно полуторачасовой цикличностью*. Сон состоит из двух качественно различных состояний, называемых **медленным** и **быстрым сном**. Они отличаются по суммарной электрической активности мозга (ЭЭГ), двигательной активности глаз (ЭОГ), тонусу мышц и многочисленным вегетативным показателям (частоте сердечных сокращений и дыхания, электрической активности кожи и т. д.; см. главу 2).

Медленный сон подразделяется на несколько стадий, выделенных на основании изменений ЭЭГ (рис. 13.2) и отличающихся по глубине. В первой стадии исчезает основной биоэлектрический ритм бодрствования — альфа-ритм. Он сменяется низкоамплитудными колебаниями различной частоты. Это стадия дремоты, засыпания. При этом у человека могут возникать сноподобные галлюцинации. Вторая стадия (поверхностный сон) характеризуется регулярным появлением веретенообразного ритма 14–18 колебаний в секунду («сонные» веретена). С появ-

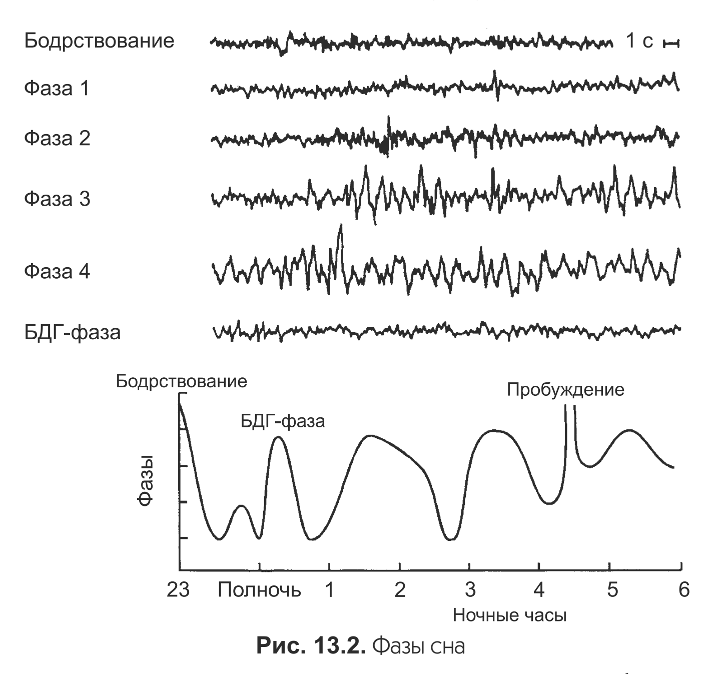


Рис. 13.2. Фазы сна

Вверху — ЭЭГ при различных фазах сна; внизу — изменения глубины сна на протяжении ночи, удлинение периодов БДГ-сна [по Блуму и др., 1988]

лением первых же веретен происходит отключение сознания; в паузы между веретенами человека легко разбудить. Третья и четвертая стадии объединяются под названием **дельта-сна**, потому что во время этих стадий на ЭЭГ появляются высокоамплитудные медленные волны — дельта-волны. В третьей стадии они занимают от 30 до 50% всей ЭЭГ. В четвертой стадии дельта-волны занимают более 50% всей ЭЭГ. Это наиболее глубокая стадия сна, здесь наивысший порог пробуждения, самое сильное отключение от внешнего мира. При пробуждении в этой стадии человек с трудом ориентируется, в наибольшей степени компрессирует время (недооценивает длительность предшествующего сна). Дельта-сон преобладает в первую половину ночи. При этом снижается мышечный тонус, становятся регулярными и урежаются дыхание и пульс, понижается температура тела (в среднем на 0,5°), отсутствуют движения глаз, может регистрироваться спонтанная кожно-гальваническая реакция.

Результаты обширных исследований свидетельствуют не только о сложности и многообразии взаимодействия различных факторов в регуляции цикла «сон — бодрствование», но и о различии механизмов медленного и быстрого сна.

Быстрый сон — самая последняя стадия в цикле сна. Она характеризуется быстрыми низкоамплитудными ритмами ЭЭГ, что делает ее похожей на ЭЭГ при бодрствовании. Усиливается мозговой кровоток, на фоне глубокого мышечного расслабления наблюдается мощная активация вегетатики. Помимо тонических компонентов стадии быстрого сна выявляются фазические компоненты — быстрые движения глазных яблок при закрытых веках (БДГ, или *REM — rapid eye movements*), мышечные подергивания в отдельных группах мышц, резкие изменения частоты сердечных сокращений (от тахикардии к брадикардии) и дыхания (серия частых вдохов-выдохов, потом пауза), эпизодические подъемы и падения кровяного давления, эрекция полового члена у мужчин и клитора у женщин. Порог пробуждения колеблется от высокого до низкого. Именно в этой стадии возникает большая часть запоминающихся сновидений. Синонимы быстрого сна — *парадоксальный* (активированный характер ЭЭГ при полной мышечной атонии), *REM*, или *БДГ-сон*, *ромбэнцефальный* (в связи с локализацией регулирующих механизмов).

Весь ночной сон состоит из 4–5 циклов, каждый из которых начинается с первых стадий медленного и завершается быстрым сном. Каждый цикл продолжается около 90–100 мин. В двух первых циклах преобладает дельта-сон, эпизоды быстрого сна относительно коротки. В последних циклах преобладает быстрый сон, а дельта-сон резко сокращен и может отсутствовать (рис. 13.2). В отличие от многих животных человек не просыпается после каждого цикла сна. Структура сна у здоровых людей более или менее сходна — 1-я стадия занимает 5–10% сна, 2-я — 40–50%, дельта-сон — 20–25%, быстрый сон — 17–25%.

Таким образом, каждую ночь 4–5 раз мы видим сны, и «разглядывание» сновидений занимает в общей сложности от 1 до 2 ч. Люди, утверждающие, что они видят сновидения очень редко, просто не просыпаются в фазе сновидений. Интенсивность самих сновидений, степень их необычности и эмоциональной насыщенности может быть различной, но факт их регулярного возникновения во время сна не вызывает сомнений.

Распространенное в прошлом представление о том, что сон необходим для «отдыха» нейронов головного мозга и характеризуется снижением их активности,

исследованиями нейрональной активности не подтвердилось. Во время сна в целом не происходит уменьшения средней частоты активности нейронов по сравнению с состоянием спокойного бодрствования. В быстром же сне спонтанная активность нейронов может быть выше, чем в напряженном бодрствовании. В медленном и быстром сне активность различных нейронов организована по-разному (см. главу 8).

Каждую ночь 4–5 раз мы видим сны, и «разглядывание» сновидений занимает в общей сложности от 1 до 2 ч.

Кроме электрофизиологических для отдельных стадий сна характерны определенные гормональные сдвиги. Так, во время дельта-сна увеличена секреция гормона роста, стимулирующего тканевой обмен. Во время быстрого сна усилена секреция гормонов коры надпочечников, которая в бодрствовании возрастает при стрессе. Интенсивность энергетического обмена в мозговой ткани во время медленного сна почти такая же, как в состоянии спокойного бодрствования, а во время быстрого сна значительно выше.

Таким образом, можно утверждать, что мозг активен во время сна, хотя эта активность качественно иная, чем при бодрствовании, и в разных стадиях сна имеет свою специфику.

13.4. Сон в онто- и филогенезе

В онтогенезе соотношение «сон—бодрствование» изменяется. Так, у новорожденных состояние бодрствования составляет лишь незначительную часть суток, и значительную часть сна занимает быстрый сон. По мере взросления уменьшается общее количество сна, изменяется соотношение фаз внутри цикла сна — сокращается быстрый сон и относительно возрастает медленный сон, к 14 годам цикл сна достигает 90 мин. У взрослого человека, как уже говорилось, быстрый сон занимает около $^1/_4$ всего времени сна. В старческом возрасте происходит уменьшение общего количества сна, при этом сокращается и медленный, и быстрый сон. После 75 лет часто наблюдается невротическая бессонница — редуцируется медленный сон, сон становится прерывистым, нарушаются циклы сна.

Короткая интенсивная жизнь идет рука об руку с долгим сном и коротким циклом сна.

Чередование периодов активности и покоя происходит у всех живых существ; возможно, периоды покоя — это аналоги медленного сна. В том или ином виде сон наблюдается у всех позвоночных. Но сон, состоящий из нескольких циклов, внутри которых развертываются стадии медленного и быстрого сна, присущ только теплокровным. По своей организации сон млекопитающих и птиц не отличается от сна человека, хотя медленный сон у животных менее дифференцирован, процентное соотношение медленного и быстрого сна различно у разных животных, а циклы сна, как правило, короче. «Короткая интенсивная жизнь идет рука об руку с долгим сном и коротким циклом сна» [Борбели, 1989, с. 97]. У крысы цикл сна продолжается 12 мин, у собаки — 30 мин, у слона — около 2 ч. Особенности организации сна связаны с экологией животных.

У птиц периоды быстрого сна очень короткие, при этом в связи с полной мышечной атонией опускается голова, падают крылья. Если птица сидит на ветке, то при падении тонуса мышц ног сжимаются пальцы, и птица может спать, не падая с ветки.

Сон копытных также связан с их образом жизни — стадностью, боязнью хищников — и имеет характер «рваного» сна (после каждого цикла сна животное поднимает голову и осматривается, поэтому в каждый данный момент некоторые особи обязательно бодрствуют). Характер растительной пищи требует длительного пережевывания, и поверхностные стадии сна протекают у жвачных во время жевания.

У норковых млекопитающих хорошо выражена цикличность, они много спят, и быстрый сон занимает до $^1/_3$ всего времени сна. Для многих из них характерна *сезонная спячка*. Она характеризуется потерей способности к терморегуляции, резким уменьшением количества дыхательных движений и сердечных сокращений, падением общего уровня обмена веществ. У некоторых крупных млекопитающих (медведи, еноты, отчасти барсуки) наблюдается *сезонный сон*, или факультативная спячка. В этом случае температура тела, количество дыхательных движений и общий уровень обменных явлений снижаются мало. При изменении внешних условий подобный сон легко может быть прерван.

Особенности сна морских млекопитающих также связаны с их экологией. Для каждого дыхательного акта как во время сна, так и во время бодрствования они должны всплыть, чтобы выставить ноздри в воздух. В зависимости от образа жизни возникли разные формы адаптации. Так, при электрофизиологической регистрации сна у дельфинов Л. Мухаметов обнаружил феномен «однополушарного» сна — дельта-волны возникали только в одном полушарии (поочередно в правом или левом). При этом в другом полушарии картина ЭЭГ соответствовала поверхностным стадиям медленного сна или бодрствованию. ЭЭГ, соответствующая поверхностным стадиям медленного сна, могла наблюдаться и в обоих полушариях одновременно; признаков быстрого сна выявить не удалось. Такой же «однополушарный» медленный сон появляется у ушастых тюленей (котики и сивучи), когда они находятся в бассейне и не могут выйти на сушу. Когда же они спят на суше, в обоих полушариях у них наблюдается ЭЭГ, свойственная обычному медленному сну; регистрируется много эпизодов быстрого сна.

У тюленей и морских львов, которые только часть жизни проводят в воде, весь цикл сна развивается в течение дыхательной паузы. Они хорошо «продыхиваются», делая несколько глубоких вдохов, и ныряют. За 15–20 мин происходит смена стадий медленного сна и быстрый сон, и они выныривают для следующего «продыхивания».

Таким образом, сон является жизненно необходимым для высокоорганизованных животных. При этом особенности сна различных животных отражают его приспособительный характер к условиям обитания и факторам внешней среды.

13.5. Потребность в сне

Многие люди хотели бы спать меньше, так как сон, по их мнению, — это потерянное для жизни время. Другие, наоборот, хотели бы спать больше, так как недостаточно хорошо себя чувствуют.

«Мы хронически недосыпаем»; «Должны ли мы больше спать?» — это названия двух статей, опубликованных недавно в журнале *Sleep* («Сон») и отражающих полярное отношение к вопросу о длительности сна. Одна из обычных сентенций в медицине сна состоит в том, что наше современное общество сильно

недосыпает, и это отражается на состоянии человека и общества, часто становясь причиной аварий и катастроф. Эта точка зрения подтверждается многочисленными исследованиями, свидетельствующими о негативном влиянии недосыпания на настроение испытуемых и выполнение ими психомоторных задач. С использованием различных психологических тестов показано, что если длительность ночного сна уменьшена на 1,3–1,5 ч, то это сказывается на состоянии бдительности днем. Последние исследования по выяснению необходимой длительности сна показали, что потребность сна у молодежи в среднем составляет 8,5 ч за ночь. Продолжительность ночного сна в 7,2–7,4 ч является недостаточной, а сон менее 6,5 ч в течение длительного времени может подорвать здоровье. Другая точка зрения состоит в том, что у большинства людей нет хронического недосыпания, но они могут спать больше; точно так же как мы едим и пьем свыше своих физиологических потребностей. Основанием служат значительные индивидуальные вариации потребности во сне, а также тот факт, что после длительного сна улучшение дневной бдительности минимально, а усталость успешно устраняется кратковременными перерывами в работе.

Даже небольшое хроническое недосыпание на 1–2 ч чревато серьезными нарушениями в работе, если она постоянно требует высокого уровня сосредоточенности и внимания.

Эффект «накопления нехватки сна» полностью исчезает уже после первого 10-часового периода «восстановительного» сна. Поэтому хроническое недосыпание по рабочим дням и пересыпание по утрам в выходные — явления взаимосвязанные. Тем не менее в заявлении созданного в США комитета «Катастрофы, сон и общественная политика» подчеркивается, что даже небольшое хроническое недосыпание на 1–2 ч чревато серьезными нарушениями в работе, если она постоянно требует высокого уровня сосредоточенности и внимания.

13.6. Депривация сна

Эксперименты с депривацией (искусственным лишением сна) позволяют предполагать, что организм особенно нуждается в дельта-сне и быстром сне. После длительной депривации сна основным эффектом является увеличение дельта-сна. Так, после 200-часового непрерывного бодрствования процент дельта-сна в первые 9 ч регистрации восстановительного сна увеличивался в 2 раза по сравнению с нормой, а длительность быстрого сна увеличилась на 57%. Депривация менее 100 ч не вызывала увеличения длительности быстрого сна в первую восстановительную ночь. При уменьшении общего количества сна продолжительность дельта-сна не меняется или даже увеличивается, а длительность быстрого сна уменьшается.

В целях изучения роли отдельных фаз сна разработаны способы, позволяющие избирательно предотвращать их появление. Для подавления дельта-сна используют метод «подбуживания» — при появлении дельта-волн на ЭЭГ подаются звуковые сигналы такой интенсивности, чтобы обеспечить переход к более поверхностным стадиям сна. При этом у испытуемых появляется чувство разбитости, усталости, ухудшается память и снижается внимание. В исследованиях В. С. Ротенберга показано, что чувство разбитости и повышенной утомляемости, особенно нарастающее ко второй половине дня, у больных неврозом обусловлено хроническим дефицитом дельта-сна.

Для исключения быстрого сна человека или животное будят при первых признаках этой фазы сна — появлении быстрых движений глаз и падении мышечного тонуса. Депривация быстрого сна у животных обычно осуществляется по методу, предложенному М. Жуве. Животное (чаще всего в этих экспериментах используются крысы) помещается на небольшую площадку, окруженную водой, и приспосабливается спать на ней. Но в самом начале каждого эпизода быстрого сна, как только у животного падает мышечный тонус, оно сваливается в холодную воду и сразу просыпается. В результате в течение многих суток животное можно лишать фазы быстрого сна, существенно не нарушая медленный сон. После такой депривации у животных отмечалась повышенная возбудимость, агрессивность, двигательное беспокойство, т. е. симптомы сильнейшего стресса. Для того чтобы отделить эффект лишения быстрого сна от эффекта стресса (безвыходная ситуация нахождения на ограниченной площадке с неизбежными падениями в воду), В. Ковальзоном [1982] был разработан способ депривации быстрого сна без стресса — раздражением активирующей ретикулярной формации ствола мозга слабыми импульсами электрического тока, пробуждающего животное при наступлении быстрого сна. При этом крысы находились в просторной экспериментальной клетке, в периоды бодрствования нормально пили, ели, играли, и симптомы стресса у них отсутствовали — шерсть лоснилась, вес не снижался. Продолжительность быстрого сна у них была снижена в 3 раза при сохраненном медленном сне. Несмотря на отсутствие каких-либо поведенческих симптомов лишения быстрого сна, количество попыток перехода к быстрому сну у них увеличивалось день ото дня, повышался порог пробуждения.

При избирательном лишении быстрого сна у человека увеличивается потребность в нем, хотя никаких психических расстройств обнаружить не удается. Однако в первых опытах с депривацией быстрого сна у человека (проведенных В. Launch Дементом на трех испытуемых непрерывно в течение нескольких суток) были обнаружены значительные изменения психики — повышенная раздражительность, рассеянность, появление галлюцинаций и бредовых идей. Впоследствии оказалось, что эти испытуемые были не вполне здоровы. Когда же исследования проводились на здоровых испытуемых, оказалось, что депривация быстрого сна «не только не приводит к психическим расстройствам, но и вообще никак не сказывается на психическом состоянии — не меняет настроения, не ухудшает выполнения заданий, не влияет на память и работоспособность. Чем более комфортными были условия в период депривации, чем тщательнее экспериментаторы следили за тем, чтобы все потребности испытуемых были удовлетворены, чем увлекательнее и разнообразнее было времяпрепровождение в период исследования, тем меньше сказывался эффект депривации» [Ротенберг, Аршавский, 1984, с. 86].

Когда результаты депривации быстрого сна стали анализировать у каждого испытуемого индивидуально, в связи с его личностными особенностями, были обнаружены определенные различия. Так, Р. Картрайт с коллегами установили, что лишение быстрого сна вызывает различные изменения психики и поведения в зависимости от исходного психического статуса. Тревожные субъекты реагировали на депривацию значительным усилением тревоги; они пытались немедленно компенсировать прекращенный быстрый сон. У испытуемых иного склада не было значительных нарушений поведения, а компенсаторное увеличение быстрого сна выявлялось в восстановительную ночь. Наконец, у еще одной группы людей

не отмечалось нарушений поведения, не было попыток немедленной компенсации быстрого сна и увеличения быстрого сна в восстановительную ночь, но при пробуждении, еще до первых проявлений быстрого сна, они давали подробные отчеты о сновидениях. Очевидно, сновидения протекали у них в медленном сне, и это заменяло им необходимость в быстром сне.

Значение быстрого сна для здоровья показал Е. Хартманн, выделив среди здоровых испытуемых две крайние группы — «долгоспящих» (кому для хорошего самочувствия необходимо не меньше 9 ч сна) и «короткоспящих» (достаточно 6 ч сна). По структуре сна эти люди различались в основном длительностью быстрого сна — у долгоспящих он занимал почти вдвое больше времени. При анализе их психических особенностей оказалось, что по сравнению с короткоспящими они были эмоционально менее устойчивыми — все проблемы принимали близко к сердцу, отличались беспокойством, тревожностью и перепадами настроения. Складывалось впечатление, что во сне они спасались от сложностей жизни, т. е. «ложились спать невротиками, а просыпались здоровыми людьми». Хартманн предположил, что такое восстановление душевного здоровья от вечера к утру определяется высокой представленностью в их ночном сне фазы быстрого сна. Опрашивая здоровых людей, у которых продолжительность сна не была постоянной в течение жизни, Хартманн установил, что сокращение сна обычно приходится на те периоды, когда человек хорошо себя чувствует, с интересом работает и свободен от тревог. Потребность в сне увеличивается, когда возникают неразрешимые проблемы, снижаются настроение и работоспособность.

Потребность в сне увеличивается, когда возникают неразрешимые проблемы.

13.7. Сновидения

Сновидения издавна поражают и волнуют людей. В древности сновидения рассматривались как «врата в иной мир»; считалось, что через сновидения может происходить контакт с другими мирами. Издавна люди пытались вызывать сновидения с помощью определенных ритуальных формулировок; подобные формулировки найдены даже в текстах, датированных примерно III тысячелетием до н. э. Уже первые цивилизации Среднего Востока, Египта, Индии и Китая оставили некоторые записи о сновидениях и методах их вызывания. Известна, например, специальная молитва древних ассирийцев для вызывания хороших сновидений и избавления от неприятных. Полон верований в сновидения был античный мир, а в Древней Греции сновидения играли руководящую роль даже при выработке законов. Огромное значение приобретали «вещие сны», предсказывающие развитие будущих событий. Однако уже Аристотель учил, что сновидения — это не «язык богов» или «странствие души», а явления, вытекающие из самой сущности человеческого духа и представляющие собой результат особой деятельности мозга человека, в особенности его органов чувств. В своем трактате «О сновидениях и их толковании» Аристотель пытался понять самую природу сновидений. Внимание древних мыслителей было сосредоточено главным образом на вопросах о возникновении сновидений и возможности предсказывать события. Эти же вопросы волнуют людей и в настоящее время.

Когда мы говорим о сновидениях, то прежде всего имеем в виду присутствие в них необычных и фантастичных картин. Субъект ощущает себя находящимся в быстро меняющейся обстановке, очевидные пространственно-временные закономерности отсутствуют, могут появляться события и люди из прошлого. При этом сознание не блуждает, как в бодрствовании, возникает ощущение полного одиночества и нет возможности поделиться чувствами с кем-то другим. Человек не осознает себя видящим сновидение, в результате чего нет критического отношения к воспринимаемым событиям. Однако, несмотря на разнообразие и фантастичность мира сновидений, этот мир не содержит ничего абсолютно нового: сновидения — следствие *жизненного опыта* человека, отражение событий, происшедших с ним ранее, недаром И. М. Сеченов назвал сновидения «небывалыми комбинациями бывалых впечатлений». Любое воздействие может послужить поводом для развертывания целостной картины сновидения. В качестве примера П. К. Анохин приводит эксперимент, когда спящему человеку поднесли к подошве бутылку с теплой водой. Проснувшись, испытуемый рассказал, что ходил во сне по горячему песку и путешествовал по склонам Везувия, из которого прямо ему под ноги извергалась горячая лава.

И. М. Сеченов назвал сновидения «небывалыми комбинациями бывалых впечатлений».

Результаты многочисленных исследований позволяют предполагать, что одной из основных функций сновидений является **эмоциональная стабилизация**. Об этом хорошо сказал Робертс [цит. по: Борбели, с. 53]: «Человек, лишенный способности видеть сновидения, через некоторое время впадает в безумие, ибо масса несформировавшихся, обрывочных мыслей и поверхностных впечатлений будет накапливаться у него в мозгу и подавлять те мысли, которые должны целиком сохраняться в памяти». Впервые систематические исследования роли сновидений предпринял основоположник психоанализа З. Фрейд. Рассматривая сновидения как особый и весьма важный язык мозга, он отмечал, что сновидения являются продуктом нашей собственной психической активности, и в то же время завершенное сновидение поражает нас как нечто внешнее по отношению к нам. В работе «Толкование сновидений» З. Фрейд показал, что сновидения содержат не только явный, очевидный смысл, который можно изложить в пересказе, но и скрытый, неявный, который невозможно сразу осознать или уяснить. Чтобы понять этот второй смысл, необходима дополнительная информация о личности того, кто видел этот сон. На основании этого, используя метод «свободных ассоциаций», психоаналитик приводит пациента к осознанию замаскированных в сновидении вытесненных желаний, что снимает эмоциональную напряженность.

Современные психотерапевты и психоаналитики пришли к выводу, что сны можно контролировать.

Современные психотерапевты и психоаналитики пришли к выводу, что сны можно контролировать. Примером может служить отношение к сновидениям в синойском племени в Малайзии, где каждый член племени умеет уничтожать ночные кошмары [Гарфильд, 1994]. Синои учат своих детей воспринимать сны как важную часть формирования личности и сумели так организовать свою жизнь, что у них отсутствуют психические болезни.

Мощным импульсом к экспериментальному изучению сновидений послужило открытие быстрого сна и его связи со сновидениями. Появилась возможность по-

лучения отчетов о сновидениях сразу же после их завершения. Было обнаружено, к удивлению тех, кто считал, что не видит снов или видит их очень редко, что *каждый человек видит сны несколько раз за ночь*. Экспериментальным путем был решен и вопрос о длительности сновидений. Оказалось, что субъективная длительность сновидений соответствует объективной длительности периода быстрого сна. Испытуемый, разбуженный в начале периода быстрого сна, отчитывается о коротком сновидении, а разбуженный в конце — о длинном. После очень длинных эпизодов быстрого сна (30–50 мин) испытуемые отчитывались о необычно длительных сновидениях. Интересно, что отчеты о содержании этих сновидений были не длиннее, чем в тех случаях, когда испытуемых пробуждали уже через 15 мин после начала быстрого сна. По-видимому, сновидения начинают забываться, несмотря на продолжение длительного эпизода быстрого сна. Многочисленные эксперименты свидетельствуют о том, что содержание сновидений коррелирует с особенностями фазических компонентов быстрого сна. Показано, что степень эмоциональной окраски сновидений связана с частотой сердечных сокращений и дыхания, степенью вазоконстрикции (сужения сосудов) и выраженностью электрической активности кожи в последние минуты быстрого сна перед пробуждением.

По-видимому, у животных также есть сновидения во время быстрого сна — об этом свидетельствуют опыты М. Жуве с разрушением у кошек ядер синего пятна (*locus coeruleus*), обеспечивающих угнетение мышечного тонуса в фазе быстрого сна. Спящее животное с разрушенным синим пятном при наступлении быстрого сна вставало на лапы с закрытыми глазами, принюхивалось, царапало пол камеры, совершало внезапные прыжки, как бы преследуя противника или спасаясь от опасности. Эти данные, а также результаты многочисленных лабораторных исследований сна у людей позволяют считать фазу быстрого сна физиологической основой сновидений.

Однако является упрощением рассматривать быстрый сон как единственную фазу сна со сновидениями, так как испытуемые отчитываются о сновидениях и при пробуждениях из медленного сна. Но отчеты о сновидениях в быстром сне более яркие, более сложные, фантастичные, более эмоционально окрашенные по сравнению со сновидениями в медленном сне, где преобладают рациональные и реалистические элементы, сходные с мышлением в бодрствовании. Главное же различие заключается в их длительности — сновидения в быстром сне более длительны. Видимо, этим объясняется тот факт, что при пробуждении из быстрого сна сновидения лучше запоминаются.

Явление, в определенном смысле противоположное сновидениям, — это сомнамбулизм (снохождение, или лунатизм). Лабораторные исследования показали, что сомнамбулизм возникает на фоне дельта-сна; выраженность и длительность приступа значительно варьируют. В самом легком случае человек может сесть в кровати, что-то пробормотать и снова заснуть — в таких случаях на ЭЭГ наблюдается картина глубокого дельта-сна. В других случаях сомнамбула встает, ходит, может одеться и выйти из дому (при этом глаза обычно открыты, лицо маскообразное); сомнамбула может давать односложные ответы на простые вопросы — в таких случаях на ЭЭГ появляются признаки дремоты или даже бодрствования. Утром сомнамбула ничего не помнит о происшедшем с ним ночью. В противоположность сновидениям, с их насыщенным яркими красками и событиями миром при полной мышечной атонии, сомнамбулизм характеризуется сумереч-

ным состоянием сознания (которое вообще не фиксируется в памяти) при сохранении способности передвигаться как при бодрствовании.

Существование двух крайних явлений (сновидений и сомнамбулизма) свидетельствует о том, что сон — это целый набор различных состояний, среди которых есть и глубокое погружение во внутренний мир, и демонстрация внешней активности.

13.8. Почему мы спим? (Функциональное значение сна)

Лучшим доказательством необходимости сна, по выражению Н. А. Рожанского, является то, что «вечно занятое и постоянно спешащее население современных городов не смогло освободиться от этой “привычки”». Дж. Моруцци, отвечая на вопрос о том, почему мы спим, сказал, что главным считает восстановительные процессы мозга, но не быстрые, связанные с синаптической передачей и совершающиеся по закону «все или ничего», а медленные, тонические процессы, лежащие в основе обучения, восприятия и сознания. Это предположение косвенно подтверждается экспериментальными данными Эвартса, свидетельствующими о том, что импульсная активность небольших нейронов моторной коры, для которых характерна тоническая активность при отсутствии движений, уменьшается во время сна. Л. П. Латаш считает, что психическая активность в медленном сне сохраняет «нормальное взаимодействие в сфере бессознательного между эмоциональными процессами, влечениями и собственно интеллектуальной деятельностью», а целостная психическая активность сна связана «с формированием, на основе видового и индивидуального опыта, витальных мозговых механизмов стратегии поведения» [Латаш, 1985, с. 117].

> Лучшим доказательством необходимости сна является то, что «вечно занятое и постоянно спешащее население современных городов не смогло освободиться от этой “привычки”».
> Н. А. Рожанский

Функциональное значение цикла «сон—бодрствование» в связи с эволюцией биологической регуляции рассматривает Н. И. Моисеева. То, что выраженная картина сна сформировалась в процессе эволюции с появлением теплокровности в классе млекопитающих и (независимо) в классе птиц, она оценивает как свидетельство необходимости сна в цепи эволюционных преобразований, обеспечивающих повышение уровня организации живых систем. Параллельно с формированием нервной системы, по мнению Н. Моисеевой, формировалось повторяющееся состояние, в котором клетки и ткани обретают определенную долю независимости и могут осуществить саморегуляцию. Действительно, у больных, у которых в течение ночного сна изучали динамику ЭЭГ, ЭОГ, импульсной активности и медленных электрических потенциалов, было обнаружено, что в процессе развития сна на какой-то момент возникает функциональное разобщение как структур, так и отдельных клеток. Н. Моисеева считает, что в состоянии бодрствования на первый план выходят свойства организма как системы, в состоянии же сна на первый план выступают свойства отдельных элементов, поскольку в процессе эволюции оказалось необходимым сохранить автономную биологическую регуляцию структурно-функциональных единиц, из которых состоит организм.

«Восстановительные» функции обычно приписывают медленному сну, а для объяснения функций быстрого сна в последнее время все больше привлекаются информационные теории, сущность которых сводится к пониманию задач сна в переработке поступающей в бодрствовании информации. Так, основываясь на данных о преобладании быстрого сна на ранних этапах жизни человека и животных, М. Жуве предположил, что быстрый сон обеспечивает процессы программирования в мозге, необходимые для развития и поддержания генетически предопределенных функций, таких, например, как инстинкты. Фазическая активность нервных клеток подкорковых структур, проявляющаяся в сновидениях и быстрых движениях глаз в быстром сне, отражает информацию, касающуюся главным образом врожденного, инстинктивного поведения; во время быстрого сна происходит ее объединение с информацией, приобретенной в бодрствовании [Жуве, цит. по: Борбели, 1989].

Согласно гипотезе В. С. Ротенберга и В. В. Аршавского, в быстром сне происходит компенсация состояния отказа от поиска в бодрствовании; как бы осуществляется **поисковая активность**. Они приводят целый ряд фактов в пользу этой точки зрения, и прежде всего тот факт, что *в состоянии отказа от поиска повышается потребность в быстром сне*. Об этом свидетельствует уменьшение латентного периода фазы быстрого сна, обнаруженное при депрессиях и невротической тревоге (что является конкретным проявлением отказа от поиска у человека). Так, время от начала засыпания до наступления быстрого сна может сокращаться до 40 мин, в то время как в норме оно колеблется от 70 до 110 мин. У животных после пассивно-оборонительного поведения, вызванного неизбежным электрическим раздражением определенных зон мозга, доля быстрого сна в последующие часы увеличивалась почти в 2 раза по сравнению с фоном. Приводятся также данные о том, что у опоссума, всегда дающего на стресс пассивно-оборонительную реакцию, быстрый сон представлен особенно хорошо. В то же время выраженное поисковое поведение и у человека, и у животных приводит к уменьшению фазы быстрого сна. У животных эта фаза сокращается во время острого стресса, пока они активно ищут выход из ситуации. Так, при схватке двух животных в естественных условиях в последующем сне уменьшается доля быстрого сна. У человека попадание в новую, незнакомую обстановку повышает готовность к активному реагированию на неожиданности, усиливает **ориентировочно-исследовательское поведение** и приводит к уменьшению быстрого сна (например, во время первого исследования сна испытуемого в лабораторных условиях). При маниакальных состояниях, характеризующихся высокой, хотя совершенно неупорядоченной поисковой активностью, явно доставляющей удовольствие самим больным, быстрый сон сокращен. Он может составлять всего 15–18 мин за ночь (при норме 90–100 мин). Эта гипотеза позволяет объяснить и результаты Е. Хартманна, приведенные ранее, которые получены при исследовании людей с различной потребностью в длительности сна.

Всем известно, что потребность в сне усиливается при удлинении бодрствования. Между тем многочисленные наблюдения за людьми и животными, помещенными в условия световой изоляции, свидетельствуют о том, что потребность в сне определяется также мощным влиянием циркадного процесса (суточная биологическая периодичность, в соответствии с которой циклично изменяются различные физиологические характеристики организма, например температура тела,

выброс некоторых гормонов; о циркадных ритмах см. [Блум и др., 1988; Борбели, 1989]). Циркадный процесс рассматривается обычно как филогенетическая адаптация к временной структуре окружающего мира, благодаря которой происходит опережающее отражение (см. главу 14); организм заранее приспосабливается к ожидаемому изменению условий существования.

Некоторые авторы рассматривают цикл «сон—бодрствование» как одно из проявлений эндогенной циркадной периодичности. А. Борбели [1989] считает, что это самостоятельные процессы. В соответствии с его гипотезой *потребность в сне определяется двумя процессами — процессом расслабления, утомления, который нарастает во время бодрствования, и циркадным процессом, циклом «активности — покоя»* (пик покоя — около 4 ч утра, пик активности — около 4 ч дня). Уровень потребности в сне (процесс *S* — *sleep*) увеличивается во время бодрствования и уменьшается во время сна (по мере снижения доли дельта-сна), циркадный же ритм (процесс *C* — *circadian*) независим от предшествующего сна или бодрствования, он находится под воздействием «внутренних, биологических часов организма». Таким образом, потребность в сне в каждый данный момент представляет собой сумму процессов *S* и *C;* нормальный сон наступает при максимальном *S* и совпадает с периодом покоя. Именно нарушением взаимоотношения этих процессов можно объяснить тяжелые субъективные переживания в связи со смещением суточного ритма при резкой смене часовых поясов — цикл «сон — бодрствование» (процесс *S*) смещается в соответствии с новыми условиями, в то время как процесс *C* не изменяется. Поэтому время засыпания приходится на период активности и человек не может уснуть, а днем чувствует постоянную сонливость из-за нарастающей потребности в сне, так как по *C* — это период покоя.

Взаимодействием этих же процессов можно объяснить лечебный эффект депривации сна на состояние больных эндогенной депрессией. Угнетенное состояние этих больных, особенно выраженное по утрам, связано с тем, что ко времени засыпания процесс *S* не достигает своего максимума. Депривация же сна приводит к повышению процесса *S* до нормы и тем самым временно (к сожалению, лишь до следующего периода сна) устраняет депрессивное состояние.

Примером нарушения баланса систем «сна — бодрствования» является и нарколепсия (состояние, характеризующееся дневными приступами непреодолимого сна). В самые неподходящие моменты, например во время еды или езды на велосипеде, возникает внезапная потеря мышечного тонуса и наступает сон, часто сопровождаемый яркими сновидениями. После короткого сна человек просыпается, чувствуя себя свежим и бодрым. Характерные черты приступов засыпания (мышечная атония, яркие сновидения) свидетельствуют о том, что на фоне бодрствования внезапно наступает быстрый сон. При длительной регистрации периодов активности и покоя у больных нарколепсией обнаружены отклонения от нормального соотношения между дневным и ночным уровнем активности.

Рассматривая процессы *S* и *C* в эволюции, Борбели отмечает, что жесткая запрограммированность циркадных биоритмов при их несомненном приспособительном значении для организма в обычных условиях может оказаться вредной при внезапном изменении внешних условий, когда они не могут быстро перестроиться. По-видимому, цикл «сон — бодрствование» возник в эволюции как дополнительный механизм, дающий возможность более гибко приводить время активности и отдыха в соответствие с окружающими условиями и текущими потребно-

стями организма, временно выводя эти периоды из-под жесткого контроля «биологических часов».

П. К. Анохин рассматривал наступление сна как итог интегративной деятельности мозга, объединяющей все: и нервные, и нейрохимические, и гуморальные («гипногенные») механизмы в единую функциональную систему (см. главу 14), деятельность которой «обеспечивает перевес ассимиляторных процессов и создает условия для покоя тех нервных элементов, которые своей тонической деятельностью поддерживают бодрствование».

Во сне могут быть сняты запреты, существующие в поведении бодрствования.

В настоящее время с позиций системной психофизиологии активность нейрона рассматривается как отражение актуализации системы, по отношению к которой данный нейрон специализирован. В бодрствовании актуализация систем определяет достижение результатов внешнего и внутреннего поведения. Каждый поведенческий акт, направленный на достижение конкретного результата, может быть охарактеризован через набор актуализированных в нем систем разного возраста и динамику межсистемных отношений (см. главу 14).

Можно предположить, что во время сна актуализация систем обусловливает реорганизацию сложившихся к моменту сна межсистемных отношений. *Во сне*, по-видимому, *могут быть сняты запреты*, существующие в поведении бодрствования, на совместную актуализацию оппонентных систем — элементов опыта и *опробованы даже такие комбинации актуализированных систем и отношений между ними, которые нарушили бы адаптивное поведение, будучи реализованными в состоянии бодрствования*. Перебор, «тестирование» комбинаций, приводящие к согласованию вновь сформированных в состоянии бодрствования систем с уже имеющимися в памяти индивида системами разного фило- и онтогенетического возраста, может привести к неожиданным решениям, затрудненным в бодрствовании. Этим объясняется то, что во сне может осуществляться проверка гипотез, решение важных проблем, постоянно волнующих человека и занимающих все его мысли, например открытие Д. И. Менделеевым периодической системы или Ф. А. Кекуле — структуры бензольного кольца [Гарфильд, 1994].

Во сне может осуществляться проверка гипотез, решение важных проблем, постоянно волнующих человека и занимающих все его мысли.

Запоминание материала улучшается, если интервал между обучением и тестированием заполнен естественным сном.

Тот уже упомянутый ранее факт, что потребность в сне увеличивается при возникновении проблем и сложных периодов в жизни человека, можно объяснить с наших позиций необходимостью устранения противоречий между отдельными частями индивидуального опыта, которое почему-либо не может быть достигнуто в бодрствовании (например, вследствие «отказа от поиска», по Ротенбергу, или из-за запретов на совместную актуализацию определенных элементов опыта и т. д.).

Из приведенных соображений следует, что запоминание материала, включающее «вписывание» новых элементов опыта в структуру уже имеющегося индивидуального опыта (т. е. модификация межсистемных отношений), будет улучшаться, если интервал между обучением и тестированием заполнен естественным сном, во время которого осуществляется перебор новых комбинаций элементов

опыта. Экспериментальные данные, указывающие на то, что это действительно так, были получены еще в 20-е гг. XX в. С тех пор эти данные многократно подтверждались.

Дополнительная литература

Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л. Мозг, разум и поведение. М.: Мир, 1988.

Борбели А. Тайна сна. М.: Знание, 1989.

Гарфильд П. Управление сновидениями. М.: Беловодье, 1994.

Ковальзон В. М. Парадоксы парадоксального сна // Природа. 1982. № 8. С. 74–87.

Латаш Л. П. Уменьшение времени дельта-сна при нервно-психических заболеваниях. (К вопросу о психической функции сна) // Сон как фактор регуляции функционального состояния организма. Л.: Изд-во АН СССР, 1985. С. 113–129.

Ротенберг В. С., Аршавский В. В. Поисковая активность и адаптация. М.: Наука, 1984.

Глава 14
СИСТЕМНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

14.1. Активность и реактивность

14.1.1. Две парадигмы в исследовании поведения и деятельности

При всем многообразии теорий и подходов, используемых в психологии, психофизиологии и нейронауках, их можно условно разделить на две группы. В первой группе в качестве основного методологического принципа, определяющего подход к исследованию закономерностей организации поведения и деятельности, рассматривается **реактивность**, во второй — **активность**.

Известны попытки снять противоречие этих двух методологий, заменив проблему «активность—реактивность» проблемой сопоставления внутренних и внешних детерминант поведения, доказать, что упомянутые принципы не обусловливают кардинальным образом различающиеся способы описания поведения и деятельности. В соответствии с этой логикой «реактивным» оказывается поведение, причина которого находится *вне* организма, а «активным» — то поведение, причина которого находится *внутри* организма. Однако подобная замена неадекватна. Внутренняя детерминанта, так же как и внешняя, вполне может быть рассмотрена в качестве стимула, вызывающего реакцию и определяющего «реактивный» характер поведения. Например, при описании механизмов поведения, которое возникает при увеличении мотивации в отсутствие внешнего стимула, используется понятие **мотивационный рефлекс**. Основное различие между двумя *парадигмами* («реактивностной» и «активностной») состоит не в том, куда «помещается» стимул: внутрь или вовне, а, как это будет подробно рассмотрено ниже, в том, куда *на временной шкале* «помещается» детерминанта текущего поведения — *в прошлое или в будущее*. Под **парадигмой** понимается модель жизни научного сообщества, которая подразумевает специфический набор теорий, методов и необходимого оборудования, принимаемых и применяемых в данном сообществе.

14.1.2. Реактивность

Использование принципа **реактивности** как объяснительного в научном исследовании базируется на идеях Рене Декарта, изложенных им в первой половине XVII в. Декарт полагал, что организм может быть изучен как машина, основной принцип действия которой — рефлекс, обеспечивающий связь между стимулом и ответом. Животные при этом оказывались «живыми машинами», и крики боли животных рассматривались как «скрип несмазанных машин». Человека же, тело которого рассматривалось в качестве машины, наличие души освободило от авто-

матического реагирования. Душа его состоит из разумной субстанции, отличной от материи тела, и может влиять на последнее через эпифиз.

Поскольку животные рассматривались в качестве «живых машин», возникала проблема их отличия от машин, созданных человеком. Иначе говоря, проблема отличия живого от неживого. Декарт считал, что живое обладает следующими отличительными свойствами: 1) наличие внутреннего источника энергии; 2) сложность структуры такого уровня, который может создать Бог, но не человек.

В следующем разделе мы рассмотрим системное решение проблемы отличительных свойств живого.

> Рефлекс — принцип действия «живой машины».

Идеи Декарта давно уже стали достоянием не только науки, но и основой бытовой, или обыденной, психологии (см. предисловие), которая свободно оперирует понятиями «стимул», «рефлекс», «реакция» и т. д. Эти идеи не противоречат логике, имеющей корни в первобытном мышлении, логике, в соответствии с которой предшествующее обстоятельство смешивается с причиной. Что же касается науки, совершенно очевидно, что долгие годы рефлекс оставался центральным инвариантным звеном большинства психологических, физиологических и психофизиологических теорий, несмотря на целый ряд изменений, которые претерпели эти теории. С рефлекторных позиций события, лежащие в основе поведения, в общем представляются как линейная последовательность, начинающаяся с действия стимулов на рецепторные аппараты и заканчивающаяся ответным действием.

14.1.3. Активность

Рассмотрение поведения и деятельности как активности, направленной в будущее, исходит из понимания **активности** как принципиального свойства живой материи. Считается, что конкретная форма проявления активности зависит от уровня организации этой материи. Категориальное ядро представлений данной «активностной» группы теорий значительно менее гомогенно по сравнению с первой — «реактивностной». Это ядро сформировалось в результате многочисленных попыток, исходя из разнообразных теоретических посылок, преодолеть механистические реактивностные схемы, заменив их представлениями об активном, целенаправленном поведении. Утверждалось, что поведение должно быть рассмотрено не как линейная последовательность событий, начинающаяся с возбуждения рецепторов, а как функциональное кольцо и что среда и организм не являются отдельностями, но образуют функциональное единство, к анализу которого принцип «стимул — реакция» не может быть применен. Был разработан целый ряд других существенно различающихся концепций, которые, однако, объединяло признание активности в качестве базового методологического принципа. Говоря об отечественной психологии, следует подчеркнуть, что центральным пунктом теории деятельности, развитой в отечественной психологии, является представление об активном, а не реактивном субъекте.

> Субъект активен, а не реактивен.

14.1.4. Эклектика в психологии и психофизиологии

В последнее время представление об активном целенаправленном характере поведения человека и животного становится все более распространенным. Наряду с позитивными следствиями этот процесс имеет и негативные: эклектичность

многих теорий в психологии и психофизиологии. Под *эклектикой* в науке понимают механическое объединение различных, в том числе противоположных, положений в рамках одной теории. «Активностно-реактивностная» эклектика обусловлена среди прочих причин необходимостью в поиске «механизмов» очевидно целенаправленной активности индивида использовать материал нейронауки (той области исследований, в которой позиции рефлекса еще очень прочны). Большое значение имеет также непонимание того, что парадигмам активности и реактивности соответствуют принципиально различающиеся способы описания поведения и деятельности.

Утверждения, базирующиеся на разных видах эклектического объединения понятий сопоставляемых нами парадигм (активности и реактивности), можно упрощенно свести к следующим четырем связанным группам.

1. **«Филогенетическая» эклектика.** Люди ведут себя целенаправленно, а животные отвечают на стимулы. Целенаправленность — преобразованная в процессе эволюции реактивность (см. выше о «живых машинах»).
2. **«Онтогенетическая» эклектика.** В пренатальном периоде и/или на ранних стадиях постнатального онтогенеза организмы реагируют на стимулы. Лишь на более поздних этапах индивидуального развития у них формируется целенаправленное поведение. Целенаправленность — преобразованная в процессе индивидуального развития реактивность.
3. **«Уровневая» эклектика.** В основе целенаправленного поведения и деятельности — рефлекторные «механизмы» или «реализаторы». На высших уровнях организации деятельности, психических процессов, поведения, движения и т. д. действует принцип активности, целенаправленности, а на низших — реактивности. Целостный организм осуществляет целенаправленное поведение, а его отдельный элемент — нейрон — реагирует на стимул.
4. **«Анатомическая», или «центрально-периферическая», эклектика.** Нейроны центральных структур пластичны, их активность зависит от поведенческого контекста, мотивации, цели и т. д. Периферические элементы ригидны и являются лишь преобразователями энергии внешних воздействий в импульсные коды или исполнителями центральных команд.

Именно эклектика, наряду с неадекватным решением психофизиологической проблемы (см. раздел 14.5), является наиболее серьезным препятствием на пути синтеза психологического и физиологического знания в рамках методологически непротиворечивой психофизиологии.

Системная психофизиология — это новое направление в психологии.

Основная задача этой главы состоит в том, чтобы изложить целостную и, как нам кажется в данный момент, свободную от эклектики систему представлений, объединяющую в рамках единой теории понимание активности отдельного нейрона и целостного поведения организма, соотношения функционирования и развития, структуры и функции, психики и мозга, индивида и среды, нормы и патологии. Будет продемонстрировано, что последовательное развитие системного подхода заставляет отказаться от представления о реактивности не только на уровне организма, но и на клеточном уровне в пользу представлений об активности и целенаправленности. Это, в свою очередь, обусловливает существенное изменение методологии, задач и методов объективно-

го исследования *субъективного мира* в рамках нового направления психологии — **системной психофизиологии**.

Концептуальные построения многих авторов, относящиеся к парадигме активности, могут быть, с теми или иными оговорками, рассмотрены как варианты методологии системного подхода. Системный подход — не новость в психологии, а сам термин «системный подход» уже давно используется в науке. Понимание системности изменялось на последовательных этапах развития науки. Не одинаково оно и для разных вариантов системного подхода, существующих на одном и том же этапе. В частности, и в психофизиологии системный подход далеко не однородное направление, и общим для таких авторов, как П. К. Анохин, Н. Ю. Беленков, Н. П. Бехтерева, М. Н. Ливанов, А. Р. Лурия, Е. Р. Джон, и многих других оказывается главным образом лишь признание того, что «функция» (что бы под ней ни понимали разные авторы) реализуется не отдельными структурами или клетками, а их системами. Системная психофизиология развивает теорию функциональных систем (ТФС), разработанную академиком П. К. Анохиным и его школой. Что это за теория, в чем ее отличие от других вариантов системного подхода и чем определяется особое значение ТФС для психологии и психофизиологии?

14.2. Теория функциональных систем

14.2.1. Что такое система?

Термин «система» обычно применяется для того, чтобы указать на собранность, организованность группы элементов и отграниченность ее от других групп и элементов. Давалось множество определений системы, которые характеризовали ее, выделяли из «несистем». В общем, эти определения сводились к пониманию **системы как комплекса взаимодействующих элементов, объединенных определенной структурой**. При этом под *структурой* понимались законы связи и функционирования элементов. Однако, как подчеркивал П. К. Анохин, понятие о «взаимодействии» элементов само по себе не дает исследователю в какой-либо конкретной области науки ничего нового, так как является даже для начинающего исследователя аксиомой. Кроме того, «взаимодействие» не объясняет, как ограничивается огромное число степеней свободы каждого из множества элементов живых систем. А без такого ограничения, упорядочивающего организацию элементов, живая система не возникает. Их взаимодействие часто создаст не упорядоченность, а хаос.

Взаимодействие часто создает не упорядоченность, а хаос.

Главным препятствием для использования в конкретном исследовании разнообразных вариантов системного подхода, базирующихся на указанном выше понимании системы, является отсутствие в их методологии понятия о **системообразующем факторе**, детерминирующем формирование и реализацию системы. До тех пор пока исследователь не определит такой фактор, который: а) являясь неотъемлемым компонентом системы, *ограничивал бы степени свободы ее элементов, создавая упорядоченную организацию*; б) был бы *изоморфным для всех систем*, позволяя использовать систему как инструмент анализа в самых разных ситуациях, этому исследователю будет сложно обнаружить преимущества системного подхода перед несистемным.

14.2.2. Результат — системообразующий фактор

Важнейшим событием в развитии ТФС стало определение **системообразующего фактора**, под которым понимался *результат системы* — полезный приспособительный эффект в соотношении «организм — среда», достигаемый при реализации системы. Организация процессов в системе определяется будущим, ради которого она формируется. Таким образом, в качестве детерминанты поведения в ТФС рассматривается *не прошлое* по отношению к поведению событие — стимул, а *будущее* — результат. При анализе внешнего поведения индивида мы можем описать результат как (1) *определенное соотношение* организма и внешней среды, которое (2) *прекращает действие*, направленное на его достижение, и (3) *делает возможной реализацию* следующего поведенческого акта. Как выглядит достижение результата «изнутри», станет ясно, когда мы обсудим проблему системной детерминации активности нейронов.

Поведение детерминировано не прошлым, а будущим.

Систему создает взаимоСОдействие.

На основании результатов уже самых ранних экспериментов, давших импульс к созданию ТФС, был сделан принципиальный вывод о том, что для понимания приспособительной активности индивида следует изучать не «функции» отдельных органов или структур мозга в их традиционном понимании (как непосредственных отправлений того или иного субстрата), а организацию целостных соотношений организма со средой. Суть подобных организаций состоит в том, что отдельные вовлеченные в них компоненты не взаимодействуют, а взаимосодействуют, т. е. координируют свою активность, свои степени свободы для получения конкретного результата. Рассмотрев *функцию* как достижение этого результата, П. К. Анохин определил **функциональную систему** как комплекс избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействие и взаимоотношение приобретают характер взаимоСОдействия компонентов, направленного на получение полезного результата.

14.2.3. Временной парадокс

Каким образом результат (событие, которое наступит в будущем) может детерминировать текущую активность, быть ее причиной? Решением этого «временного парадокса» была разработка представления об «информационном эквиваленте результата», о *модели будущего результата (цели)*, которая и выступает в качестве такой детерминанты. Введение понятия об **акцепторе результатов действия**, формируемом до реального появления результата и содержащем его прогнозируемые параметры, стало существеннейшим этапом в развитии ТФС. Закономерности формирования и функционирования акцептора были проанализированы в многочисленных экспериментах и на самых разных уровнях: от поведенческого до тончайших нейрофизиологического и молекулярно-биологического. Почему же формулировке представления об акцепторе результатов действия придается такое значение в развитии ТФС?

14.2.4. Целенаправленность поведения

Уже для Аристотеля была очевидна целенаправленность поведения. Таким образом, идея целенаправленности никак не может считаться новой, хотя в истории

можно выделить период, когда она была надолго вытеснена из научного обихода формирующимся механицизмом. В результате открытий эпохи Возрождения в области анатомии и физиологии, а главное — вследствие появления классической механики, в которой детерминистическое описание исключало ссылки на цель, возникло и стало превалирующим представление о природе, оказавшееся полностью механистическим.

Однако позже понятие целенаправленности вновь начали использовать в своих теоретических построениях как физиологи, так и психологи, и уже в середине XX в. справедливым стало следующее заключение М. Бунге: современная наука не изгоняет телеологическую детерминацию (детерминация средств целями), а освобождает ее от налета представлений о сверхъестественном. Но в связи с отсутствием у авторов адекватной теории, позволяющей изучать целевую детерминацию естественнонаучными методами, целенаправленность, присутствующая у них на уровне концептуальных схем, сразу исчезает, сменяясь реактивностью, как только дело доходит до «реальных механизмов» обеспечения активности организма, и в частности мозга. В результате неизменно появляются эклектические представления, о которых говорилось выше.

Телеология — дама с сомнительной репутацией?

По-видимому, подобная подмена активности и целенаправленности реактивностью определялась и определяется тем, что естественнонаучные и вообще экспериментальные методы сочетаются, как правило, с каузальным, причинным объяснением поведения. А это объяснение традиционно связывается с парадигмой реактивности, в то время как парадигма активности, целенаправленности соотносится с телеологическим объяснением. Данная ситуация противоречия между необходимостью использовать в науке «респектабельное» каузальное объяснение, которое предполагает парадигму реактивности, и потребностью в использовании идей активности и целенаправленности для описании поведения, которые, как представляется, приходят в конфликт с этим объяснением, остроумно описывается известной шуткой: «Телеология — это дама, без которой ни один биолог не может жить, но стыдится появляться с ней на людях».

Заслуга П. К. Анохина состоит не в том, что он использовал понятие «цель» в анализе поведения. Это делалось задолго до него. Его заслуга в том, что, введя представление об акцепторе результатов действия, он сделал концепцию «целевой детерминации» операциональной и приемлемой даже с позиций «каузализма» — традиционного взгляда, согласно которому наука имеет дело только с причинностью, и без нее невозможны никакое объяснение, никакой закон. Рассмотрение поведенческого акта с позиций ТФС и как целенаправленного, и как причинного вполне возможно.

Современная наука не изгоняет телеологию, а освобождает ее от налета представлений о сверхъестественном.

Проблема цели, которая организует части в целое, придавая ему особые свойства, тесно связана с вопросом о специфике жизни. С виталистических позиций она решалась постулированием существования особой силы, такой как «мнема Блейлера», «руководящая сила Бернара» или «энтелехия Дриша». Так, Г. Дриш на вопрос о том, есть ли в цели нечто, объясняемое присущей только живому закономерностью, отвечал утвердительно. В качестве такой закономерности, несводимой к явлениям неорганического мира, рассматривалась **энтелехия** — «элемен-

тарное начало» или «витальный фактор» жизни. Разработка представления об энтелехии способствовала критике механистических взглядов на причинность в биологии. Именно поэтому данное представление можно оценить как «плюс-фикцию», сыгравшую позитивную роль в развитии науки наряду с такими фикциями, как флогистон, «демоны» Максвелла и многие другие представления.

14.2.5. Опережающее отражение

Анализ проблем происхождения и развития жизни в ТФС привел к необходимости введения новой категории: **опережающее отражение**. Опережающее отражение появилось с зарождением на Земле жизни и является отличительным свойством последней.

Появление жизни — это появление опережающего отражения.

Опережающее отражение связано с активным отношением живой материи к пространственно-временной структуре мира и состоит в опережающей, ускоренной подготовке к будущим изменениям среды. Ясно, что опережающее отражение могло появиться лишь постольку, поскольку в мире имелись повторяющиеся ряды событий. Если бы временная структура мира была представлена только рядами никогда не повторяющихся событий, то опережающее отражение и, следовательно, жизнь не могли бы возникнуть. Так как принцип активного опережающего отражения начал действовать вместе с возникновением жизни, заменив реактивное «запаздывающее» отражение, он представлен на всех уровнях ее организации. Именно поэтому речь должна идти не о смене реактивности активностью на определенном этапе онто- или филогенеза, на определенном уровне организации тех или иных процессов (см. выше об «онтогенетической», «филогенетической» и «уровневой» эклектике), а только о том, в какой форме этот принцип представлен на данном этапе и уровне.

На стимулы реагируют тела мертвой природы. Или живой, но после того, как стали мертвыми.

Куо (Z. Y. Kuo) полагал, что закономерностей, которые объясняют «поведение» камня, вполне достаточно и для объяснения поведения человека. В качестве такой закономерности рассматривалась связь между стимулом и реакцией. В. М. Бехтерев делал более мягкое заключение. Он утверждал, что «реакция на внешнее воздействие происходит не в одних только живых организмах, но и в телах мертвой природы». Рассматривая это утверждение в связи с представлением о том, что появление жизни — появление опережающего отражения, мы можем согласиться только с последней его частью. Да, тела мертвой природы (или живой — после того как стали мертвыми) реагируют, т. е. отвечают реакциями на прошлые по отношению к реакции события — внешние воздействия. Принципиальной характеристикой физического, в отличие от физиологического, является «неинтенциональность». Что же касается живого организма, то следует признать, что он отражает мир опережающе: его активность в каждый данный момент — не ответ на прошлое событие, а подготовка и обеспечение будущего. (Об активности как определяющем свойстве живого см. также главу 22.)

Проводимое здесь однозначное разведение принципов детерминации живого и неживого является, конечно, упрощением. Так, неживая материя подчиняется не только стимульной причинности, но и холистической детерминации (частей целым), самодетерминации (см., например, принцип инерции в механике). Рассматривая утверждение о том, что «закон причинности» является «основой всякого ес-

тествознания», В. Гейзенберг подчеркивает, что в соответствии с квантовой теорией нет никакого предшествующего события, из которого с необходимостью должно в определенное время последовать другое событие, например излучение альфа-частицы атомом радия. В то же время, если рассматривать живой организм не как целостного индивида, совершающего приспособительное поведение, а как физическое тело, то представление о детерминации внешней причиной — стимулом — может быть удобным приближением, справедливым в рамках этой ограниченной области описания. Разные типы детерминации связаны, и вся реальность несводима к единственному типу детерминации. Однако представление о телеологической, целевой детерминации может быть использовано лишь для описания живого. Именно с этой детерминацией связана специфика процессов, изучаемых психологией, психофизиологией, биологией. И именно по критерию «активность — целенаправленность — реактивность» могут быть наиболее четко дифференцированы представления системной и традиционной психофизиологии и нейронауки. Поэтому противопоставление телеологической и стимульной детерминаций представляется дидактически оправданным.

14.2.6. Теория П. К. Анохина как целостная система представлений

Итак, первое важнейшее преимущество и признак, отличающий ТФС от других вариантов системного подхода, — введение представления о результате действия в концептуальную схему. Таким образом, ТФС, во-первых, включила в концептуальный аппарат системного подхода изоморфный системообразующий фактор и, во-вторых, кардинально изменила понимание детерминации поведения.

Следует отметить, что когда некая теория уже четко сформулирована, при ретроспективном анализе литературы могут быть обнаружены высказывания, предвосхитившие какие-либо из набора ее положений. Такова ситуация и с ТФС. Так, Дж. Дьюи еще в конце XIX в. отмечал, что действие детерминировано не предшествующими событиями, а потребным результатом. В 1920-е гг. А. А. Ухтомский выдвигал положение о «подвижном функциональном органе», под которым понималось любое сочетание сил, приводящее к определенному результату. Тем не менее обоснованную не только теоретически, но и богатейшим экспериментальным материалом целостную систему представлений мы находим именно в ТФС. Ее целостность и последовательность состоит в том, что идея активности, целенаправленности не просто включается в ТФС наряду с другими положениями, но действительно определяет основное содержание, теоретический и методический аппарат теории. Эта идея определяет и подходы к анализу конкретных механизмов достижения результата поведения, действующих на уровне целостного организма, и понимание организации активности отдельного нейрона. Как же отвечает ТФС на вопрос о механизмах, обеспечивающих объединение элементов в систему и достижение ее результата? Какие положения рефлекторной теории были отвергнуты в процессе последовательного развития системных представлений?

14.2.7. Системные процессы

В качестве ключевых положений рефлекторной теории, описывающих закономерности организации поведения, могут быть выделены следующие: а) исключи-

тельность пускового стимула как фактора, детерминирующего действие, которое является его причиной; б) завершение поведенческого акта рефлекторным действием, ответом; в) поступательный ход возбуждения по рефлекторной дуге. Все эти положения, как мы сейчас увидим, отвергаются при рассмотрении поведения с позиций ТФС.

Наличие пускового стимула не является достаточным условием для возникновения соответствующего поведения. Оно возникает: а) после обучения, т. е. при наличии материала памяти о том, какое поведение целесообразно в данной ситуации; б) при наличии соответствующей мотивации; в) в соответствующей обстановке. Эти компоненты рассматривали, конечно, и другие авторы, но лишь как модуляторы или условия, при которых данный стимул вызывает данную, связанную с ним реакцию. Однако при появлении одного и того же стимула и изменении условий животное может достигать результата поведения самыми разными способами, никогда с этим стимулом не связывавшимися. Например, оно может использовать вместо подхода к кормушке, которому было обучено, подплывание к ней, если вода вдруг становится преградой.

Согласно ТФС, интеграция всех этих компонентов осуществляется в рамках специального системного механизма **афферентного синтеза**, в процессе которого на основе мотивации, при учете обстановки и прошлого опыта, создаются условия для устранения избыточных степеней свободы — принятия решения о том, что, как и когда сделать, чтобы получить полезный приспособительный результат. *Принятие решения* завершается формированием акцептора результатов действия, который представляет собой аппарат прогнозирования параметров будущих результатов: этапных и конечного и их сличения с параметрами результатов, реально полученных при реализации *программы действия*. При сличении с параметрами полученных этапных результатов выявляется соответствие хода выполнения программы запланированному. При сравнении с параметрами конечного результата — соответствие достигнутого соотношения организма и среды тому, для достижения которого была сформирована система. Эти системные механизмы составляют операциональную архитектонику любой функциональной системы (рис. 14.1). Их введение в концептуальную схему — второе важнейшее преимущество и признак, отличающий ТФС от других вариантов системного подхода.

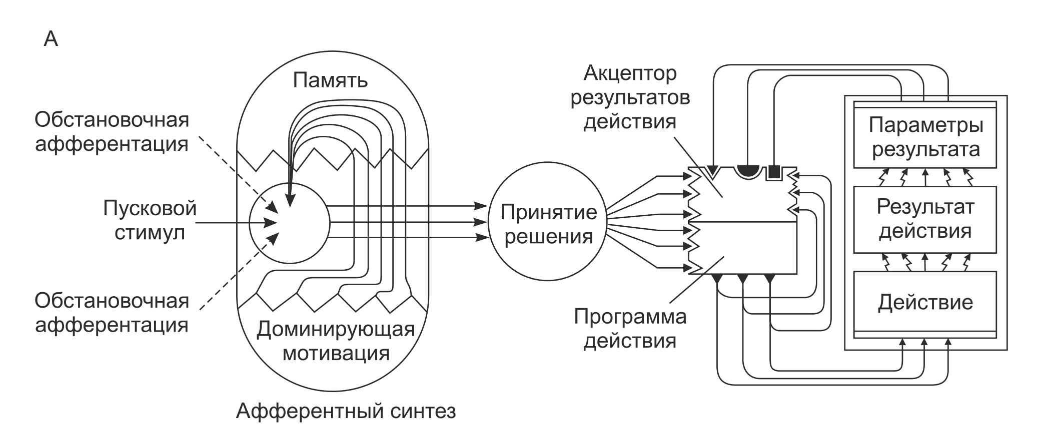
Формирование в ТФС представления о том, что интеграция элементарных физиологических процессов осуществляется в рамках качественно отличных от них специфических системных процессов, имело принципиальное значение для развития психофизиологического подхода к анализу поведения и деятельности, а также системного решения психофизиологической проблемы (см. ниже). Разработка представлений о качественной специфичности процессов интеграции явилась открытием нового вида процессов в целостном организме — системных процессов, организующих частные физиологические процессы, но несводимых к последним.

> Операциональная архитектоника функциональной системы заменяет схему «стимул — реакция».

Открытие системных процессов позволило, в отличие от рассмотрения в качестве основы поведения материально-энергетических отношений между локальным воздействием и реакцией, проинтерпретировать поведение как обмен организованностью или информацией между организмом и средой, осуществляемый в рамках этих информационных процессов. При этом было обос-

новано положение о том, что системные категории ТФС описывают одновременно и организацию активности элементов организма, и связь этой активности с организацией внешней среды.

В стабильных условиях, например в ситуации лабораторного эксперимента, появление пускового стимула делает возможной реализацию **предпусковой интеграции**, которую можно охарактеризовать как готовность систем будущего поведения, формирующуюся в процессе выполнения предыдущего. Она направлена в будущее,



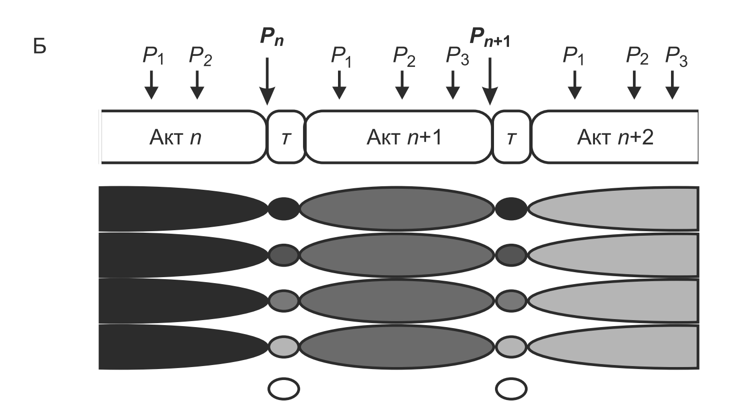


Рис. 14.1. Функциональная система и поведенческий континуум

А — операциональная архитектоника функциональной системы по П. К. Анохину. О системных механизмах, составляющих операциональную архитектонику. Стрелки от «доминирующей мотивации» к «памяти» демонстрируют, что характер информации, извлекаемой из памяти, определяется доминирующей мотивацией. Схема также иллюстрирует представление о том, что в акцепторе результатов действия содержатся модели этапных результатов наряду с конечным результатом и что модель последнего представлена не единичной характеристикой, а комплексом параметров.
Б — поведенческий континуум (внизу). P_n, P_{n+1} — ***результаты поведенческих актов;*** P_1, P_2, P_3 — этапные результаты; *T* — трансформационные процессы. О наборах систем, обеспечивающих реализацию последовательных актов континуума (каждому набору соответствует разная интенсивность серого цвета), и о вовлечении в трансформационные процессы систем, не участвующих в реализации актов, смена которых данными процессами обеспечивается (эти системы обозначены белыми овалами), см. 14.7

но стабильность ситуации делает очевидной связь «стимул — ответ». Однако анализ нейронной активности в поведении четко показывает, что ее организация определяется тем, какой именно результат достигается в данном поведении. А стимул лишь «разрешает» реализацию поведения. В тех случаях, когда один и тот же по физическим параметрам стимул «запускает» разные поведенческие акты (например, пищедобывательный или оборонительный), разными в этих актах оказываются не только характеристики активности нейронов, но даже и сам набор вовлеченных клеток, в том числе и в «специфических» по отношению к стимулу областях мозга, например в зрительной коре при предъявлении зрительного стимула.

Второе положение рефлекторной теории, которое отвергается ТФС, — оценка действия как завершающего этапа поведенческого акта. С позиций ТФС заключительный этап развертывания акта — сличение прогнозируемых в акцепторе параметров с параметрами реально полученного результата. Если параметры соответствуют прогнозируемым, то индивид реализует следующий поведенческий акт; если же нет, то в аппарате акцептора возникает рассогласование, ведущее к перестройке программ достижения результата.

Поведение обеспечивается не распространением возбуждения по рефлекторной дуге, а синхронной активностью элементов мозга и тела.

Системные процессы несводимы к локальным физиологическим процессам.

Наконец, ТФС отвергает положение о поступательном ходе возбуждения по дуге рефлекса. В соответствии с этим положением реализацию поведения обеспечивает активация последовательно включающихся в реакцию структур мозга: сначала сенсорных структур, обрабатывающих сенсорную информацию, затем эффекторных структур, которые формируют возбуждение, активирующее железы, мышцы и т. д. Однако более 30 лет назад было экспериментально показано, что при реализации поведенческого акта имеет место не последовательное включение афферентных и эфферентных структур, а синхронная активация нейронов, расположенных в самых разных областях мозга. Паттерн активации нейронов в этих структурах оказывается общим, имеет общемозговой характер. Компоненты этого паттерна — последовательные фазы активации — соответствуют последовательности развертывания описанных ранее системных механизмов. Сказанное касается не только нейронов головного мозга. Например, было обнаружено, что в латентном периоде поведенческого акта (см. ниже о трансформационных процессах) задолго до начала его реализации и синхронно с нейронами головного мозга перестраивается активность элементов, которые принято связывать исключительно с «исполнительными» механизмами: мотонейроны спинного мозга, мышечные единицы, рецепторы мышечных веретен.

Более 30 лет назад было не только экспериментально показано существование феномена синхронности, но и теоретически обосновано важнейшее его значение для понимания закономерностей организации поведения. В рамках парадигмы реактивности феномен синхронности либо игнорировался, либо предполагалось, что синхронность дистантных структур обеспечивает улучшение проведения возбуждения по дуге рефлекса. С позиций же ТФС был сделан вывод о том, что этот феномен — свидетельство синхронного вовлечения элементов различной анатомической локализации в системные процессы. Эти процессы — *общеорганизменные* и не могут быть локализованы в какой-либо области мозга или в какой-либо части тела. В различных областях мозга в поведенческих актах протекают не ло-

кальные афферентные или эфферентные, а одни и те же общемозговые системные процессы организации активности нейронов в систему, которая является не сенсорной или моторной, а функциональной. Активность нейронов этих областей отражает не обработку сенсорной информации или процессы регуляции движений, а вовлечение нейронов в определенные стадии организации (афферентный синтез и принятие решения) и реализации системы. Активность любой структуры одновременно соответствует как определенным свойствам среды, так и характеру двигательной активности.

Системные процессы не могут быть локализованы.

В последние годы феномен *синхронности активаций* разных областей мозга (в том числе и спинного мозга) в поведении открывается вновь и ему придается все большее значение. Приводятся аргументы в пользу того, что синхронность — характеристика активности мозга, обязательная для функционирования *сознания, актуализации материала памяти, организации и реализации поведения*. Поскольку организация и реализация поведения происходят за счет активации извлеченных из памяти систем (см. ниже), а сознание может быть рассмотрено как одна из характеристик системной организации поведения, постольку все выделенные выше термины есть различные аспекты описания системной структуры последнего. Поэтому приведенные выше точки зрения разных авторов соответствуют системной трактовке синхронности, о которой говорилось ранее.

Единый паттерн активации и синхронность вовлечения нейронов разных областей мозга в общемозговые системные процессы не означают *эквипотенциальности* (равнозначности) мозговых структур; вклад этих структур в обеспечение поведения зависит от специфики проекции на них индивидуального опыта. Эта проблема будет проанализирована в специальном разделе настоящей главы.

14.2.8. Поведение как континуум результатов

До сих пор мы с дидактическими целями, а также следуя традиции исходного варианта ТФС использовали понятие **пускового стимула**. Однако ясно, что использование этого понятия парадигмы реактивности в рамках парадигмы активности ведет к эклектике. Кажущаяся его необходимость (поведенческий акт должен чем-то «запуститься», с чего-то начаться) отпадает при рассмотрении поведенческого акта не изолированно, а как компонента **поведенческого континуума** (последовательности поведенческих актов, совершаемых индивидом на протяжении своей жизни). При этом оказывается, что следующий акт в континууме реализуется после достижения и оценки результата предыдущего акта. Эта оценка — необходимая часть процессов организации следующего акта, которые, таким образом, могут быть рассмотрены как трансформационные, или процессы перехода от одного акта к другому. Места для стимула в таком континууме нет (см. рис. 14.1). С теми изменениями среды, которые традиционно рассматриваются как стимул для данного акта, на самом деле информационно связано *предыдущее* поведение, в рамках которого эти изменения ожидались и предвиделись в составе модели будущего результата — цели.

В поведенческом континууме нет места стимулу. Даже «пусковому».

А что же с неожиданными изменениями? К каким модификациям на уровне последовательности поведенческих актов может привести изменение среды, которое не предвиделось в рамках предшествующего ему пове-

дения и, следовательно, не является результатом последнего? Оно либо не изменит запланированной последовательности актов континуума (и в этом смысле «проигнорируется»), либо прервет ее, обусловив формирование разных, в зависимости от конкретной ситуации, видов поведения: повтор прерванного акта, формирование нового поведения, в том числе ориентировочно-исследовательского (см. главу 10), и т. д. И опять все это поведение будет направлено в будущее, и его организация явится информационным эквивалентом будущего события — определенного соотношения организма со средой.

Таким образом, поведение может быть охарактеризовано как *континуум результатов*, а *поведенческий акт* рассмотрен как *отрезок поведенческого континуума от одного результата до другого*.

14.3. Системная детерминация активности нейрона

14.3.1. Парадигма реактивности: нейрон, как и индивид, отвечает на стимул

Как мы уже отмечали, с позиций парадигмы реактивности поведение индивида представляет собой реакцию на стимул. В основе реакции лежит проведение возбуждения по рефлекторной дуге: от рецепторов через центральные структуры к исполнительным органам.

> Если нейрон — элемент рефлекторной дуги, то его функция — проводить возбуждение.

Нейрон при этом оказывается элементом, входящим в рефлекторную дугу, а его функция — обеспечением проведения возбуждения. Тогда совершенно логично рассмотреть детерминацию активности этого элемента следующим образом: ответ на стимул, подействовавший на некоторую часть поверхности нервной клетки, может распространяться дальше по клетке и действовать как стимул на другие нервные клетки. В рамках парадигмы реактивности рассмотрение нейрона вполне методологически последовательно: нейрон, как и организм, реагирует на стимулы. В качестве стимула выступает импульсация, которую нейрон получает от других клеток, в качестве реакции — следующая за синаптическим притоком импульсация данного нейрона (рис. 14.2).

К сожалению, такая методологическая последовательность отсутствовала в рамках парадигмы активности. Как правило, анализ «нейронных механизмов» целенаправленного поведения приводил авторов к тому, что мы назвали ранее «уровневой эклектикой»: представлению о том, что индивид осуществляет целенаправленное поведение, а его отдельный элемент — нейрон — реагирует на приходящее к нему возбуждение — стимул. Важнейшей задачей в ТФС было устранение этой эклектики.

Решающий шаг в направлении решения этой задачи был сделан П. К. Анохиным, который в своей последней работе подверг аргументированной критике общепринятую, как он ее назвал, «проведенческую концепцию» нейрона и предложил вместо нее системную концепцию интегративной деятельности нейрона.

Вне зависимости от конкретных, усложняющихся с развитием науки представлений о функционировании нейрона, в традиционном рассмотрении центральной

оставалась идея об электрической суммации потенциалов на мембране нейрона. В соответствии с ней предполагалось, что возбуждающие и тормозные постсинаптические потенциалы, возникающие за счет изменения ионных градиентов на мембране постсинаптического («получающего») нейрона под действием преси-

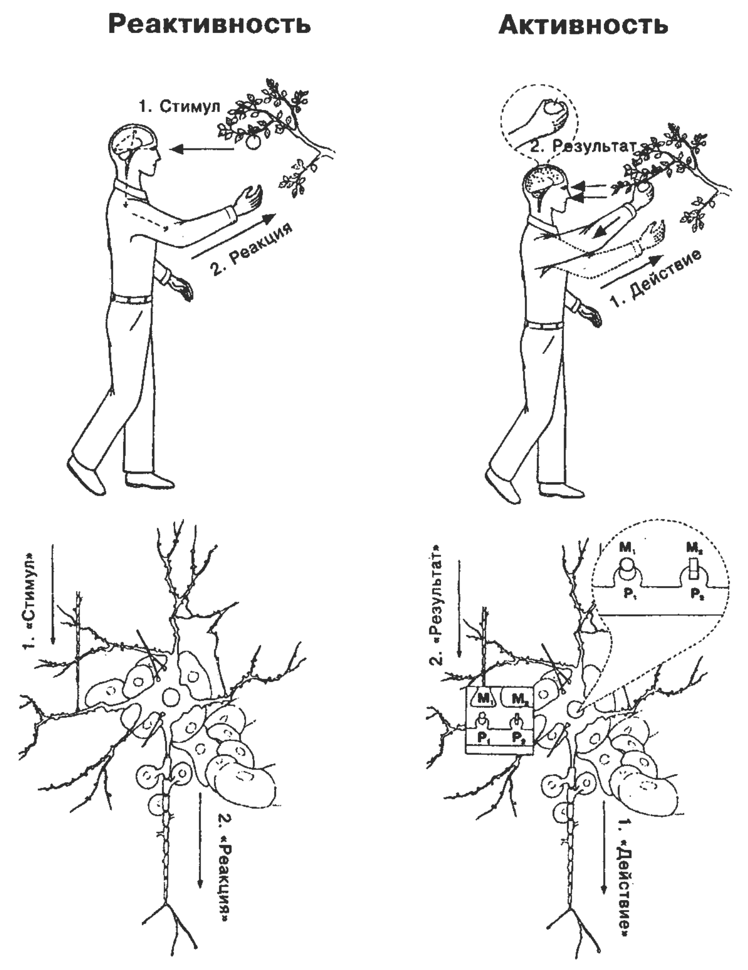


Рис. 14.2. Индивид и нейрон в парадигмах активности и реактивности

Цифрами на схеме обозначена последовательность событий. В соответствии с парадигмой реактивности за стимулом (1) следует реакция (2) — поведенческая у человека, импульсная у нейрона. В последнем случае в качестве стимула рассматривается импульсация нейрона, аксон которого (параллельный стрелке с надписью «Стимул») контактирует с дендритом реагирующего нейрона, окруженного глиальными клетками и соприкасающегося с кровеносным сосудом, который расположен над словом «Реакция». Реакция представляет собой импульсные разряды реагирующего нейрона. В соответствии с парадигмой активности действие (1) (поведенческое — у человека, импульсация — у нейрона) завершается достижением результата и его оценкой (2). Пунктирной линией обозначена модель будущего результата: для человека — контакт с объектом-целью, для нейрона — получение соответствующих метаболитов (M_1 — от контактирующего нейрона; M_2 — от соседней глиальной клетки), которые соединяются с рецепторами нейрона (P_1, P_2)

наптической импульсации, суммируясь, действуют на генераторный пункт нейрона, продуцирующий распространяющиеся потенциалы действия — импульсы.

П. К. Анохин назвал парадоксальным перенос на нейрон представлений, возникших при изучении функционирования нервного волокна и заставляющих рассматривать проведение возбуждения как главную деятельность нервной клетки. Если задача состоит лишь в том, чтобы передать возбуждение от одного нейрона к другому, то неясно, для чего между входным и выходным импульсами «вставлены» сложные промежуточные этапы: выделение медиатора, его воздействие на субсинаптическую мембрану и химические превращения в ней. «Неужели для того, чтобы, начав с электрического потенциала терминали, сформировать в конце концов тот же спайковый потенциал, весьма сходный по своим физическим параметрам с потенциалом, пришедшим по аксонной терминали?» — спрашивал он.

14.3.2. Парадигма активности: нейрон, как и индивид, достигает «результата», получая необходимые метаболиты из своей микросреды

Упомянутые ранее этапы перехода от пре- к постсинаптической активности приобретают смысл в том случае, если принять, что процесс, обеспечивающий переход от пре- к постсинаптическим образованиям, переходит в непрерывную цепь химических процессов *внутри* нейрона и, главное, что все межклеточные контакты служат обмену *метаболическими субстратами* между контактирующими клеточными образованиями. Переход от «проведенческой концепции» к рассмотрению нейрона как «организма», получающего необходимые ему метаболиты из окружающей «микросреды», и был тем шагом, который предопределил последующую разработку проблемы в направлении ее системного решения.

Необходимость дальнейшей разработки определялась тем, что в рамках концепции интегративной деятельности нейрона последовательность событий в принципе оставалась той же, что и в парадигме реактивности. В обоих случаях процесс начинался приходом возбуждения к нейрону (стимул) и заканчивался генерацией этим нейроном потенциала действия (реакция). Разница состояла в том, какими процессами заполнялся интервал между действием медиатора на субсинаптическую мембрану нейрона и генерацией потенциала: химическими преобразованиями внутри нейрона в первом случае и электрической суммацией во втором.

Разряды нейрона — не реакция на полученный синаптический приток, а активность, направленная в будущее.

Устранение эклектики и приведение представления о детерминации активности нейрона в соответствие с требованиями системной парадигмы было достигнуто отказом от рассмотрения активности нейронов как реакции на синаптический приток и принятием положения о том, что нейрон, как и любая живая клетка, реализует генетическую программу, нуждаясь при этом в метаболитах, поступающих к нему от других клеток [В. Б. Швырков]. В связи с этим последовательность событий в деятельности нейрона становится аналогичной той, которая характеризует активный целенаправленный организм, а его импульсация — аналогичной действию индивида (см. рис. 14.2).

Активность нейрона, как и поведение организма, является не реакцией, а средством изменения соотношения со средой, «действием», которое обусловливает устра-

нение несоответствия между его «потребностями» и микросредой, в частности, за счет изменений кровотока, метаболического притока от глиальных клеток и активности других нейронов. Эти изменения, если они соответствуют текущим метаболическим «потребностям» нейрона, приводят к достижению им «результата» (получение набора метаболитов, соединяющихся с его рецепторами; см. далее) и прекращению его импульсной активности. Предполагается, что несоответствие между «потребностями», определяемыми генетически, и реально поступающими метаболитами может иметь место как при генетически обусловленных изменениях метаболизма клетки, так и при изменении притока метаболитов от других клеток. Таким образом, нейрон — не «кодирующий элемент», «проводник» или «сумматор», а *организм в организме*, обеспечивающий свои «потребности» за счет метаболитов, поступающих от других элементов.

Клетка — это отдельная жизнь, сосредоточенная на себе.

Представление о клетке как об организме в организме — не новая идея, впервые сформулированная в системной психофизиологии. Так, более 50 лет назад один из наиболее ярких и глубоких исследователей-физиологов, лауреат Нобелевской премии Ч. Шеррингтон в своей книге «*Man on his Nature*» (1951) писал: «Утверждение, что из клеток, составляющих нас, каждая является индивидуальной эгоцентричной жизнью — не просто фраза. Это не просто удобный способ описания. Клетка как компонент тела — не только визуально ограниченный модуль, это отдельная жизнь, сосредоточенная на себе. Она живет собственной жизнью... Клетка — это отдельная жизнь, и наша жизнь, которая, в свою очередь, является отдельной жизнью, всецело состоит из жизней-клеток» (с. 73).

Что действительно принципиально нового добавлено в системной психофизиологии к этому утверждению — это приведение данного общетеоретического представления о клетке, в частности о нейроне, в соответствие с представлением о конкретных детерминантах ее активности.

Активность нейрона возникает при несоответствии между «потребностями», определяемыми генетически, и реально поступающими метаболитами. Несоответствие может иметь место как при генетически обусловленных изменениях метаболизма клетки, так и при несоответствии реально имеющегося притока метаболитов «потребному» в данный момент, в частности в отсутствие притока.

Активируясь для получения метаболитов, нейрон изменяет не только микросреду, но и себя, подготавливаясь к метаболическому притоку.

С позиций традиционных представлений о нейроне, отвечающем реакциями на синаптический приток, «обычная» активность нейрона представляется «экзогенной», вызванной внешним стимулом — притоком. В той же ситуации, когда она возникает в отсутствие «входной» импульсации, говорят об «эндогенной» активности, имеющей, так сказать, «внутреннее», а не «внешнее» происхождение. Ясно, что с системных позиций эти виды активности имеют общее происхождение — они детерминированы метаболическими «потребностями» нейрона и возникают при рассогласовании между состоянием «микросреды» нейрона и этими «потребностями», что может иметь место как при появлении несоответствующего «потребностям» притока (например, при раздражении электрическим током клеток мозга, связанных с данным нейроном), так и в отсутствие синаптического притока к нейрону, когда он необходим.

«Действие» нейрона, его импульсная активность не только влияет на его микросреду, но изменяет и сам импульсирующий нейрон. Здесь опять можно провести аналогию с индивидом. Когда человек протягивает руку к яблоку, он не только приближает ее к объекту-цели, но и готовит себя к контакту с яблоком: изменяет позу, суставные углы рабочей конечности в зависимости от положения яблока, его пальцы конфигурируются в соответствии с размером яблока, рецепторы претерпевают модифицирующие их состояние **эфферентные влияния**, связанные с предвидением будущего контакта тела с объектом-целью, и т. д.

С позиций развиваемых здесь представлений активность нейрона, как и поведение индивида, может быть рассмотрена как со стороны влияния на окружающую среду, так и со стороны модификации активного агента, модификации, соответствующей ожидаемым параметрам эффекта этих влияний и являющейся непременной характеристикой активности. Модификация нейрона вследствие его собственной активности может быть рассмотрена как подготовка нейрона к будущему притоку, связанному с его активностью. Иначе говоря, давая спайки, нейрон не только обеспечивает необходимый ему метаболический приток, но подготавливается к его «утилизации».

Следовательно, как и в случае с целостным индивидом, на уровне отдельной клетки — результат, на достижение которого направлена активность, — не новая среда и не новое состояние агента, а их новое *соотношение*.

Следует подчеркнуть, что для последовательного системного понимания детерминации активности нейрона существенны оба компонента: 1) признание направленности активности нейрона в будущее; 2) признание ее обусловленности метаболическими «потребностями» нейрона. То, что недостаточно только первого из них, пусть и принципиального, видно на примере интересной концепции **гедонистического нейрона**, разработанной американским ученым А. Г. Клопфом. Утверждая, что целенаправленный мозг состоит из целенаправленных нейронов, А. Г. Клопф отвечает на вопрос о том, в чем нейроны нуждаются и как они это получают, в соответствии со следующей логикой. Аристотель рассматривал получение удовольствия как главную цель поведения. Следовательно, организм гедонистичен. Нейрон есть организм. Следовательно, нейрон гедонистичен. «Удовольствие» для нейрона — возбуждение, а «неудовольствие» — торможение. Активация нейрона — «действие», обеспечивающее получение им возбуждения. Нейрон является гетеростатом, т. е. системой, направленной на максимизацию «удовольствия», т. е. возбуждения.

Таким образом, отсутствие первого из двух необходимых компонентов приводит к предположению о наличии у нейрона довольно странных и экзотически аргументированных «потребностей». Эти представления становятся особенно сомнительными, если принять во внимание достаточно аргументированную концепцию «токсического перевозбуждения» (*excitotoxic*), в рамках которой длительное перевозбуждение нейронов рассматривается как причина их гибели.

В то же время наиболее часто у авторов отсутствует второй компонент. При анализе нейронного обеспечения поведения его отсутствие ведет к рассмотрению сложных метаболических превращений внутри нейрона, главным образом, как фактора, обеспечивающего проведение возбуждения и пластичность (модификацию проведения при разных видах научения). При этом сложнейшие механизмы изменения «белкового фенотипа» оказываются направленными, например, на из-

менение чувствительности постсинаптической мембраны к стимулу — пресинаптическому возбуждению.

14.3.3. «Потребности» нейрона и объединение нейронов в систему как способ их удовлетворения

Охарактеризуем очень кратко некоторые существенные «потребности» нейрона. Они определяются необходимостью синтеза новых молекул, в том числе белков, расходуемых в процессе жизнедеятельности («типичная» белковая молекула разрушается в среднем через два дня после того, как она была синтезирована) или обеспечивающих структурные перестройки нейрона, которые имеют место при научении. Для этого в том случае, если в клетке нет соответствующей информационной РНК, направляющей синтез белка в цитоплазме, экспрессируются (становятся активными, «выраженными») *гены* (см. главу 20), среди которых выделяют гены «домашнего хозяйства» (универсальные «потребности» клеток), гены «роскоши» (специфические «потребности» клетки), или «ранние» и «поздние» гены, экспрессируемые на последовательных стадиях формирования памяти, и т. д. Как предполагается, именно усложнение процессов регуляции экспрессии генов, а не их количество определяет эволюционное усложнение живых систем.

Различия в экспрессии генов определяют различие специализации клеток организма. Особенно велики эти различия для клеток мозга, в которых экспрессируются десятки тысяч уникальных для мозга генов. Считается, что метаболическая гетерогенность нейронов, обусловленная генетически и зависящая от условий индивидуального развития (т. е. являющаяся результатом взаимодействия фило- и онтогенетической памяти), лежит в основе разнообразия функциональной специализации нейронов и определяет специфику их участия в обеспечении поведения.

Роль большинства химических соединений, поступающих в «микросреду» клетки, сводится к изменению свойств и скорости синтеза имевшихся в ней белков или к инициации синтеза новых белков. Гидрофобные молекулы (например, стероидные или тиреоидные гормоны) могут проникать внутрь нейрона и соединяться там с рецепторами. Рецепторы — это, главным образом, белковые структуры, роль которых состоит в «узнавании» соответствующих молекул и обеспечении последующего развертывания тех или иных метаболических процессов. Но как влияют на метаболизм нейрона нейромедиаторы, выделяемые из терминалей контактирующих с ним нейронов и являющиеся гидрофильными молекулами, которые не проникают в клетку и разрушаются сразу после действия на мембрану данного нейрона? Отправной точкой этого действия является соединение медиатора с рецептором постсинаптической мембраны. Соединяясь со «своим» рецептором, медиатор не только изменяет проницаемость ионных каналов, но и оказывает влияние на внутриклеточные процессы, например синтез протеинкиназ — ферментов, фосфорилирующих белки. Заметим, что изменение проницаемости ионных каналов обычно связывается с модуляцией электрического потенциала нейрона. Однако оно оказывает также существенное влияние и на метаболизм клетки: трансмембранный транспорт метаболитов, внутриклеточный гомеостаз *pH*.

Совместная активность клеток, «зарабатывающих» метаболиты, — это целенаправленный поведенческий акт индивида.

Рассмотрение нейрона как организма в организме соответствует представлениям о значительном сходстве между закономерностями обеспечения жизнедеятельности нейрона и одноклеточного организма. Показано, что одноклеточные организмы в колониях, как и клетки многоклеточного организма, обеспечивают дыхание, питание и другие функции сообщества за счет кооперации; метаболизмы отдельных организмов синхронизируются. Нейрон обеспечивает «потребности» своего метаболизма, объединяясь с другими элементами организма в функциональную систему. Их взаимосодействие, совместная активность обеспечивает достижение результата — нового соотношения целостного индивида и среды. «Изнутри», на уровне отдельных нейронов, *достижение результата выступает как удовлетворение метаболических «потребностей» нейронов и прекращает их активность*.

Вернемся еще раз к традиционному пониманию детерминации активности нейрона. В рамках этого понимания закономерно возникает вопрос, четко сформулированный лауреатом Нобелевской премии Кэнделом (E. Kandel): «Почему имеются разные нейротрансмиттеры, если лишь одного достаточно для того, чтобы опосредовать передачу всех электрических сигналов?» С позиций представлений о системной детерминации активности нейронов, с которыми вы только что познакомились, медиатор больше не рассматривается как стимул, действующий на нейрон (или отдельный его локус), а нейрон — как передатчик электрических сигналов. Медиаторы являются метаболитами, обеспечивающими удовлетворение «потребностей» клетки. Многообразие и сложность этих потребностей таковы, что разнообразие медиаторов само по себе не кажется удивительным. Проблема же «множественности нейротрансмиттеров», т. е. множественности «передатчиков» гомогенных электрических сигналов, превращается при этом в проблему определения специфики метаболических паттернов, связанных с обеспечением тех или иных «потребностей», и проблему модификации паттернов при формировании специализации нейронов в процессе системогенеза (см. ниже).

14.3.4. Новое понимание детерминации активности нейрона обусловливает применение новых методов ее анализа

Парадигмы в науке характеризуются не только теориями и аксиомами, но и специфическими методами исследования. Поэтому неудивительно, что формирование системного подхода к пониманию детерминации активности нейронов заставило изменить метод анализа активности. Вместо традиционных «постстимульных» гистограмм, выявляющих закономерные изменения активности нейрона после предъявления стимула, стали применять «предрезультатные» гистограммы. В литературе они иногда называются «перисобытийными». Предрезультатные гистограммы позволяют обнаружить нейроны, импульсная активность которых закономерно увеличивается при реализации поведения, направленного на получение конкретного результата, и прекращается при его достижении.

В последнее время получены данные, которые позволяют связать частоту «предрезультатной» активности со степенью потребности, с одной стороны, и с появлением поведения, направленного на удовлетворение этой потребности, с другой. Показано, например, что у зависимых от кокаина животных, обученных нажимать на педаль для самовведения кокаина (через канюлю, вживленную в яремную вену), частота активности нейронов, вовлекающихся в обеспечение инструментального

«кокаиндобывательного» поведения, тем выше, чем ниже концентрация кокаина в организме. Когда частота активности, постепенно нарастая, достигает определенного уровня, развертывается инструментальное поведение, достижение результата которого — введение кокаина — проявляется в подавлении активности этих нейронов. Затем, по прошествии некоторого времени, концентрация кокаина опять понижается, частота активности повышается, реализуется поведение добывания кокаина — цикл повторяется.

14.3.5. Значение системного понимания детерминации активности нейрона для психологии

Системная психофизиология отвергает парадигму реактивности, основывая свои положения на представлении об опережающем отражении, о направленной в будущее активности не только индивида, но и отдельных нейронов. Тем самым она обеспечивает для психологии, оперирующей понятиями активности и целенаправленности, возможность избавиться от эклектических представлений, часто появляющихся при использовании материала нейронаук, которые до сих пор испытывают серьезное, хотя и уменьшающееся, влияние парадигмы реактивности.

14.4. Субъективность отражения

14.4.1. Активность как субъективное отражение

Рассмотрение соотношения индивида и среды с позиций ТФС привело к заключению о том, что поведенческий континуум целиком занят процессами организации и реализации функциональных систем (см. рис. 14.1). Специального временного интервала для процессов обработки сенсорной информации (и самих этих процессов) не обнаруживается. В последнее время формулируются представления, вполне согласующиеся с этими. Как устойчивое заблуждение характеризуется «метафора обработки информации», в рамках которой поведение рассматривается как следующая последовательность процессов: «обработка сенсорной информации» → создание «сенсорной репрезентации» → «генерация поведения». Существование сенсорной репрезентации отрицается, а перцепция и генерация поведения оказываются лишь *аспектами рассмотрения одного и того же процесса*.

На начальных этапах формирования системной психофизиологии казалось обоснованным представление о том, что активации, возникающие с минимальным латентным периодом после стимула, могут быть сопоставлены с кодированием его физических параметров для последующего сличения с имеющейся в памяти моделью. Однако скоро стало ясно, что даже самые ранние активации нейронов в поведенческом акте — не кодирование, а уже результат сличения с субъективными моделями, сформированными в рамках предыдущего акта континуума.

Сказанное выше находится в соответствии с положением о «пристрастности» отражения среды, о зависимости последнего от целей поведения и имеющегося у индивида опыта. Это свойство психического отражения обозначается как **субъективность** и предполагает несводимость описания отражения к языку сенсорных модальностей, выражающих в «сенсорном коде» физические параметры объектов.

В четкой форме субъективный характер отражения представлен в когнитивной психологии концепцией У. Найссера, который считает, что образы — не «кар-

тинки в голове», появляющиеся после действия сенсорных стимулов, а «предвосхищения будущего». Автор подчеркивает, что предвосхищение не обязательно является реалистическим. Действительно, мы можем рассмотреть наш опыт как состоящий из актов-гипотез, включающих параметры планируемых результатов, отношения между ними, пути их достижения и т. д. Гипотезы тестируются во внутреннем и внешнем планах (см. 14.7.3). И хотя можно полагать, что отбор из ряда «пробных» актов «удачного», попадающего в видовую память, определяется соответствием гипотезы реальным свойствам и закономерностям среды, тем не менее возможность достижения конкретным индивидом в том или ином поведенческом акте требуемого соотношения организма и среды, т. е. результата, не означает, что данная удачная гипотеза целиком базируется на упомянутых свойствах и закономерностях. С этих позиций не кажется странным утверждение некоторых авторов о том, что эволюция обращает внимание не на знание истины как таковой, а лишь на то, насколько способствует поведение выживанию вида.

В экологической психологии убедительные аргументы против того, что среда состоит из стимулов и отображается как «картинка», рассматриваемая гомункулюсом, приведены Дж. Гибсоном. Им разработана стройная теория, которая часто либо игнорируется, либо искажается до неузнаваемости в связи с невозможностью ее ассимилировать, оставаясь в рамках традиционной парадигмы. И это не удивительно, так как принципиальными положениями этой теории является отрицание не только схемы «стимул — реакция», но и самого понятия «стимул». Автор отвергает также идею о необходимости обработки и передачи сенсорной информации — ее некому принимать. Далее мы еще вернемся к теории Дж. Гибсона.

14.4.2. Физические характеристики среды и целенаправленное поведение

Более 30 лет назад изучение связи активности нейронов сетчатки лягушки с ее поведением позволило авторам в очень яркой форме высказать свое представление о том, что выделяет организм в среде: «Лягушки интересуются жуками и мухами, в то время как границы и углы интересуют только ученых». Еще раньше в гештальт-психологии (см. 23.2) были обоснованы положения о том, что среда должна определяться не физически, а психобиологически и что целостное восприятие не составляется из отдельных элементарных «кусков». Следует согласиться с Дж. Гибсоном в том, что объект не складывается из качеств, но мы можем выделить их, если это надо для целей эксперимента. «Куски», физические характеристики, в соответствии с которыми ранжируются стимулы и связь с которыми устанавливается при анализе активности нейронов или отчетов испытуемых, являются вовсе не «элементарными» свойствами, а сложными концепциями, которые возникают в результате специального поведения, направленного на выделение упомянутых характеристик: классификация, сравнение объектов, например в науке, искусстве и т. п. Эти концепции не изначально «даны» человеку, а усваиваются им при получении образования, при развитии в культурной среде.

А. Р. Лурия в своих известных исследованиях культурных различий и интеллектуальной деятельности выяснил, что необразованные крестьяне при классификации объектов игнорируют их «индивидуальные» «элементарные» свойства и воспринимают объекты лишь как предметы своего обихода. Восприятие формы, отмечает автор, отражает исторически сложившийся, зависящий от конкрет-

ной культуры способ классификации предметов, а вовсе не базируется на некоем «универсальном законе восприятия». Только *более образованные* испытуемые, усвоившие специфические культурные концепции, могут классифицировать объекты, используя их «элементарные» свойства.

Ярким примером рассмотрения таких сложнейших *культурных концепций в качестве «элементарных» свойств*, изначально присущих объекту, является представление о том, что восприятие объекта складывается из восприятия элементарных форм — **геонов** (геометрических ионов). Предполагается, что использование ограниченного набора (алфавита) геонов позволяет воспринять любой сколь угодно сложный объект. Подчеркнем, что геон понимается при этом как «примитив», а примитив — это понятие, выработанное в геометрии для обозначения элементарного геометрического объекта, который используется для построения более сложных объектов.

«Элементарные» свойства объектов совсем не элементарны.

На что же мы дробим среду, что выделяем в ней, если не упомянутые физические характеристики?

С позиций парадигмы активности с давних пор представлялось очевидным, что из среды индивид активно «отбирает» то, что может быть использовано для достижения цели, причем *количество объектов, которые может различить индивид, равно количеству функций, которые он может реализовать*. Анализ среды как обеспечивающей активность индивида в ней дан в теории *affordance* Дж. Гибсона. Неологизм *affordance* (эффорданс) — существительное, образованное Дж. Гибсоном от глагола *afford* — предоставлять, разрешать. **Эффордансы** — это то, что окружающий мир предоставляет индивиду, чем он его обеспечивает для совершения того или иного поведения. Эффордансы нельзя предъявить индивиду, так как они не являются стимулами, можно лишь обеспечить их наличие. Автор считает, что индивид соотносится не с миром, описываемым в физических терминах, а с экологическим миром. Он понимает экологическую нишу вида как набор эффордансов. Понятие «эффорданс» подразумевает взаимодополняемость мира и индивида. Дж. Гибсон отмечает, что понимает под ним «нечто, относящееся одновременно и к окружающему миру, и к животному таким образом, который не передается ни одним из существующих терминов».

14.4.3. «Дробление» среды индивидом определяется историей их соотношения

Как мы уже знаем, основным понятием в ТФС является результат, под которым понимается определенное соотношение организма и среды и который, следовательно, так же как эффорданс, относится одновременно к окружающему миру и к индивиду. Однако, в отличие от эффорданса, результат, как и «валентность» у К. Левина, включает субъективный компонент, от которого отказывается Дж. Гибсон, постулируя независимость эффордансов от потребностей и опыта наблюдателя. Именно поэтому для ответа на вопрос о том, как дробит среду индивид и как она представлена в его субъективном мире, мы должны дополнить экологический мир субъективным компонентом, т. е. подчеркнуть аспект использования эффордансов индивидом, имеющим опыт и потребности.

Жизнь — это превращение экологического мира в мир результатов.

При этом оказывается, что среда «дробится» тем или иным образом в соответствии с опытом совершения индивидом тех или иных поведенческих актов на протяжении его индивидуального развития. Индивид отражает не внешний мир как таковой, а историю своих соотношений с миром. Описание среды индивидом основано на оценках его соотношения с объектами-целями поведенческих актов, т. е. на оценках результатов. Образно говоря, можно рассматривать жизнь индивида как «ассимиляцию» экологического мира, превращающую для индивида экологический мир в мир результатов. Продолжая данную логику, можно заключить, что среда представлена для индивида результатами реализованных актов.

14.4.4. Зависимость активности центральных и периферических нейронов от цели поведения

Убедительные примеры того, как субъективность отражения проявляется в организации активности мозга, можно получить при анализе зависимости от целей поведения активности нейронов «сенсорных» структур, которую принято считать детерминированной модально-специфической стимуляцией.

Одним из способов изучения процессов обработки сенсорной информации является тестирование рецептивного поля нейрона, под которым понимается участок рецептивной поверхности, занимаемый совокупностью рецепторов, при стимуляции которых изменяется активность определенного нервного элемента (см. главу 3). С точки зрения ТФС связь активности нейрона со стимуляцией данной рецептивной поверхности показывает, что одним из условий, при котором данный нейрон вовлекается в достижение результата поведения, становится контакт объектов среды с этой поверхностью.

В экспериментах многих авторов показано, что при изменении цели поведения, реализуемого животным, рецептивное поле нейрона может изменяться по свойствам или даже «исчезать». Так, при сравнении активности одного и того же нейрона сенсорных областей коры мозга в разных поведенческих актах обнаруживается, что активация данного нейрона (статистически достоверное повышение частоты его импульсной активности) может возникать при контакте объектов среды с соответствующей рецептивной поверхностью в одном поведении, но не в другом — «исчезновение» рецептивного поля. Следовательно, характеристики активности и набор вовлеченных нейронов «сенсорных» структур зависят от цели поведения, изменяясь при изменении цели даже в условиях постоянства «специфической стимуляции».

Зависит ли от цели поведения активность периферических элементов — рецепторов? Традиционная точка зрения о ригидной периферии и пластичном центре (см. выше о «центрально-периферической» эклектике) предполагает отрицательный ответ на этот вопрос. В то же время понимание того, что организация процессов в функциональной системе детерминирована результатом и что система является не центральным, а общеорганизменным образованием, предполагает наличие подобной зависимости. Это предположение было подтверждено в экспериментах с регистрацией активности механорецептивных волокон лучевого нерва человека. Оказалось, что при одинаковом давлении на участок кожи руки в области рецептивного поля данного механорецептора характеристики активности последнего зависят от цели поведения испытуемого. Зависящие от цели изменения характеристики активности рецепторов при постоянстве физических свойств сре-

ды определяются *эфферентными влияниями*. Эти влияния оказываются через эфферентные волокна — аксоны нейронов центральной нервной системы, направляющиеся к исполнительным органам и периферическим сенсорным аппаратам.

Если мы утверждаем, что активность любой клетки, в том числе и нейрона сенсорной структуры, «целенаправленна» и не детерминирована специфическим «сенсорным входом», то следует ожидать, что она будет возникать при достижении соответствующего результата и в условиях искусственной блокады данного входа. Действительно, обнаружено, что для возникновения у нейронов зрительной коры и ганглиозных клеток сетчатки активаций, приуроченных ко всем этапам реализуемого поведения, не требуется контакта со «зрительной средой» (контакт может быть устранен, например, закрыванием глаз животного с помощью съемных светонепроницаемых колпачков). Эти экспериментальные результаты можно рассматривать как аргумент в пользу представления о «целенаправленности» активности нейронов.

Активность сетчатки и зрительной коры обеспечивает достижение результатов и при закрытых глазах.

14.4.5. Значение эфферентных влияний

Связь активности ганглиозных клеток сетчатки с поведением при закрытых глазах обусловлена уже упоминавшимися эфферентными влияниями. Еще в начале XX в. Р. Кахал высказал предположение о том, что эфферентные влияния регулируют возбудимость рецепторов, и связал эффекты этих влияний с механизмами внимания. В 1940-е гг. в нашей стране П. Г. Снякиным была разработана концепция «функциональной мобильности» рецепторов, в соответствии с которой изменение их чувствительности, обусловленное эфферентной активностью, рассматривалось как механизм настройки анализаторов на восприятие модально-специфических стимулов. С тех пор существенного прогресса в понимании значения эфферентных влияний не произошло. Вместе с тем данные о появлении активации ганглиозных клеток сетчатки в отсутствие стимулов специфической модальности позволяют считать, что роль эфферентных влияний не может быть сведена к модуляции ответов «сенсорных элементов» на специфическую стимуляцию. В рамках ТФС развито представление о том, что эфферентные влияния отражают процесс согласования активности периферических и центральных элементов. Этот процесс необходим потому, что только их совместная активность (взаимосодействие) как в условиях контакта со средой специфической модальности, так и вне его может обеспечить достижение результата, а следовательно, и удовлетворить метаболические «потребности» клеток обеих групп (см. предыдущий раздел).

14.5. Психофизиологическая проблема и задачи системной психофизиологии

В настоящем параграфе мы ответим на следующие вопросы.

- Какова зависимость задач психофизиологии от методологических установок?
- Существует ли специфическая задача психофизиологии в общей проблематике психологии?

- Если да, то в чем она состоит, в рамках какой методологии может быть сформулирована и каково значение ее решения для психологии?

С позиций бихевиоризма можно полагать, что «рассмотрение проблемы «дух—тело» не затрагивает ни тип выбираемой проблемы, ни формулировку решения этой проблемы» (Дж. Б. Уотсон). Напротив, мы считаем, что именно от решения этой проблемы зависит понятийный аппарат исследования, его задачи и методы. Именно поэтому ответы на поставленные вопросы мы дадим в контексте решения **психофизиологической проблемы**.

14.5.1. Коррелятивная психофизиология

Традиционные психофизиологические исследования проводятся, как правило, с позиций **коррелятивной (сопоставляющей) психофизиологии**. В этих исследованиях психические явления *напрямую* сопоставляются с локализуемыми элементарными физиологическими явлениями. Задачей подобных исследований, формулируемой, как правило, в терминах парадигмы реактивности, является разработка представлений о физиологических механизмах психических процессов и состояний. В рамках подобных представлений «психические процессы» описываются в терминах возбуждения и торможения мозговых структур, свойств рецептивных полей нейронов сенсорных структур и т. п. Решение задач коррелятивной психофизиологии не требует какой-либо специальной методологии, которая могла бы стать «концептуальным мостом» между психологией и физиологией. Если психолог при изучении восприятия сложных зрительных паттернов регистрирует какой-либо электрофизиологический показатель или нейрофизиолог при обсуждении свойств активности нейронов сенсорных структур использует термины «восприятие», «образ» и т. п., то с позиций коррелятивной психофизиологии этого достаточно, чтобы их работы могли рассматриваться как психофизиологические.

14.5.2. Варианты традиционного решения психофизиологической проблемы

Коррелятивная психофизиология неоднократно подвергалась аргументированной критике как со стороны психологов, так и со стороны психофизиологов. Принципиальным недостатком коррелятивной психофизиологии является *прямое* сопоставление психического и физиологического, что с точки зрения психологии малопродуктивно и неизменно приводит к рассмотрению психологических и физиологических процессов как тождественных, параллельно протекающих (при этом психика оказывается эпифеноменом) или взаимодействующих (при этом допускается действие нематериальной психики на материю мозга).

Названные варианты решения психофизиологической проблемы существуют уже столетия, меняются лишь термины в рамках все тех же альтернатив. Так, например, дуализм Р. Декарта, предполагающего воздействие психики на мозг через эпифиз, сменяется «триализмом» у Поппера (R. R. Popper) и Экклса (J. C. Eccles). Они выделяют три мира:

- Мир I — физических объектов и состояний (включающий неорганические и биологические структуры, в том числе мозг);
- Мир II — состояний психического (включающий субъективные знания, мышление, эмоции и т. д.);

- Мир III — знаний в объективном смысле (который включает знания, зафиксированные на материальных носителях, и теоретические системы).

Мир I взаимодействует с Миром II, а Мир II с Миром III. Воздействие психики на мозг осуществляется в области синапсов.

Прямое сопоставление физиологического и психического веками приводило и до сих пор приводит в тупики параллелизма, интеракционизма или к признанию тождественности физиологического и психического.

Пытаясь избежать методологических проблем подобного рода, Г. Спенсер и В. М. Бехтерев утверждали, что субъективное и объективное являются характеристиками единого процесса (у Бехтерева — нейропсихического). Что же это за процесс? Высказывалось мнение, что в качестве такового может быть рассмотрен рефлекторный процесс, обеспечивающий поведение. При этом имелось в виду, что специфический язык поведения может служить для перевода с психологического на физиологический язык и наоборот. Однако такая возможность отпадает, что следует из логики самой рефлекторной теории. В соответствии с этой логикой в изложении классика рефлекторной теории И. П. Павлова «рефлекторный механизм, составляющий фундамент центральной нервной деятельности», и «психологические понятия» несопоставимы. Их несопоставимость аргументируется пространственной локализацией первых и непространственным характером вторых.

В настоящее время многие психологи и философы в качестве препятствия на пути к синтезу психологического и физиологического знания рассматривают *эмерджентность психического*, т. е. появление на уровне психического таких специфических качеств, которыми не обладает физиологическое. Системное решение психофизиологической проблемы, данное В. Б. Швырковым, превращает эмерджентность, которая была пропастью, разделяющей психологию и нейронауки, в «концептуальный мост», объединяющий эти дисциплины и формирующий новое направление исследований — **системную психофизиологию**. В качестве «концептуального моста», соединяющего психологию и нейронауки, в системной психофизиологии использовано развитое в рамках ТФС представление о качественной специфичности, эмерджентности системных процессов, в которых для достижения результатов поведения организуются частные, локальные физиологические процессы, но которые несводимы к последним. С этих позиций, заменив рефлекторные механизмы поведения на системные, можно принять приведенное ранее положение о существовании специфического языка, связывающего психологию и нейронауки и относящегося к поведенческому уровню организации жизнедеятельности.

14.5.3. Системное решение психофизиологической проблемы

Суть системного решения психофизиологической проблемы заключена в следующем положении. Психические процессы, характеризующие организм и поведенческий акт как целое, и нейрофизиологические процессы, протекающие на уровне отдельных элементов, сопоставимы только через **информационные системные процессы**, т. е. процессы организации элементарных механизмов в функциональную систему. Иначе говоря, психические явления могут быть сопоставлены не с са-

мими локализуемыми элементарными физиологическими явлениями, а только с процессами их организации. При этом *психологическое* и *физиологическое* описания поведения и деятельности оказываются *частными описаниями одних и тех же системных процессов*. Данное положение согласуется с представлением о том, что связь между психическим и физиологическим не является причинной; психическое и физиологическое *однопричинно* и одновременно.

Психологическое и физиологическое — это частные описания единых системных процессов.

Психика в рамках системного решения психофизиологической проблемы рассматривается как субъективное отражение объективного соотношения организма со средой, а ее структура — как «система взаимосвязанных функциональных систем». Изучение этой структуры есть изучение субъективного психического отражения. Поскольку, исходя из сказанного, можно полагать, что психическое появляется в индивидуальном развитии вместе с функциональными системами, соотносящими организм со средой (см. 14.7.4), постольку эти представления согласуются с гипотезой о том, что психика индивида зарождается еще в пренатальном (внутриутробном) периоде.

Приведенное решение психофизиологической проблемы избегает:

- отождествления психического и физиологического, поскольку психическое появляется только при организации физиологических процессов в системе;
- параллелизма, поскольку системные процессы есть процессы организации именно элементарных физиологических процессов;
- взаимодействия, поскольку психическое и физиологическое — лишь аспекты рассмотрения единых системных процессов.

Интересно отметить, что уже в самое последнее время известный философ Чалмерс (D. J. Chalmers) предлагает решать психофизиологическую проблему также с привлечением концепции информации следующим образом. Физическое (мозговые процессы) и психическое рассматриваются как два базовых аспекта единого информационного состояния или, по крайней мере, «некоторого информационного состояния». Однако у его оппонентов сразу возникает закономерный вопрос: какой именно информационный процесс обладает таким свойством? И этот вопрос оценивается как не менее трудный, чем сама исходная проблема. Содержание настоящего параграфа позволяет дать на него определенный ответ, основываясь на решении психофизиологической проблемы в системной психофизиологии.

14.5.4. Задачи системной психофизиологии и ее значение для психологии

Использование приведенного решения психофизиологической проблемы в системной психофизиологии в качестве одного из важнейших компонентов методологии позволяет избежать редукционизма и эклектики — частых следствий психофизиологических корреляций. При этом системный язык оказывается пригодным для описания субъективного отражения в поведении и деятельности с использованием объективных методов исследования. Этот подход позволяет объединить психологические и естественнонаучные стратегии исследования в рамках единой методологии системной психофизиологии. *Специфические задачи* последней состоят в изучении закономерностей формирования и реализации систем, их

таксономии, динамики межсистемных отношений в поведении и деятельности. Значение системной психофизиологии для психологии состоит в том, что ее теоретический и методический аппарат позволяет избавить последнюю от эклектики при использовании материала нейронаук и описать структуру и динамику субъективного мира на основе объективных показателей, в том числе электро-, нейрофизиологических и т. п.

Система выполняет роль Розеттского камня в согласовании психологического и естественнонаучного описания мира.

Аппарат системной психофизиологии может быть также применен для системного описания состояний субъективного мира, соответствующих тем или иным понятиям не только научной, но и обыденной психологии (см. предисловие), которые отражают важные в практическом отношении характеристики поведения человека, такие, например, как «сомнение», «уверенность», «ненависть», «внимание» и многие другие. Поскольку настроения, самооценка, поступки людей «определяются объективными законами субъективной реальности», постольку представляется очевидным, что изучение этих закономерностей в системной психофизиологии может быть чрезвычайно эффективным.

14.5.5. Коррелятивная и системная психофизиология

В философии науки утверждается полезность сосуществования альтернативных подходов, способствующего их взаимной критике и ускоряющего развитие науки. Хороший пример справедливости этого утверждения — коррелятивная и системная психофизиологии. Несмотря на различие их задач, они в известном смысле взаимосодействуют, являясь участниками общего процесса коэволюции психологии и нейронаук (см. предисловие). В частности, для исследователя очень полезны выявление сходных положений при сравнении своих теоретических построений с формулируемыми в рамках другого направления и анализ причин подобного совпадения, так как это способствует сохранению целостности и последовательности системы развиваемых им представлений и, в конечном счете, «эволюционному интеллектуальному отбору», действующему внутри «концептуальных популяций».

Конечно, взаимно используется и экспериментальный материал. Следует учесть, однако, что в случае, когда исследователь, получивший материал, проинтерпретировал его в полном соответствии с методологическими требованиями своего направления, представитель другого направления, также желающий оставаться последовательным, должен использовать для заимствования процедуру «межпарадигмального перевода». Это объясняется тем, что факты, которыми оперируют ученые, есть эмпирические явления, интерпретированные в терминах той или иной теории. Именно поэтому *в рамках разных парадигм одно и то же эмпирическое явление превращается в разные факты*.

14.6. Системогенез

В предыдущем параграфе при формулировке задач системной психофизиологии не случайно на первое место поставлена задача изучения *формирования систем*. Мы увидим дальше, что история формирования поведения лежит в основе закономерностей его реализации.

Идея развития, наряду с идеей системности, относится к основным идеям ТФС. Обе они были воплощены в концепции **системогенеза**, которая развивалась на основе огромного экспериментального материала, накопленного при исследовании взаимосвязи формирования нервной системы и поведения. В этих исследованиях было обнаружено, что в процессе раннего онтогенеза избирательно и ускоренно созревают именно те элементы организма, имеющие самую разную локализацию, которые необходимы для достижения результатов систем, обеспечивающих выживание организма на самом раннем этапе индивидуального развития.

14.6.1. Органогенез и системогенез

В отличие от концепции *органогенеза*, постулирующей поэтапное развитие отдельных морфологических органов, которые выполняют соответствующие локальные «частные» функции, концепция *системогенеза* утверждает, что гетерохронии в закладках и темпах развития связаны с необходимостью формирования не сенсорных или моторных, активационных или мотивационных, а «общеорганизменных» целостных функциональных систем. Эти системы, как мы уже говорили, требуют вовлечения множества разных элементов из самых разных органов и тканей. Образно говоря, если концепция органогенеза предполагает, что развитие — это поэтапное строительство дома (фундамент, стены, крыша и т. д.), то концепция системогенеза утверждает, что, в отличие от этого дома, живой «домик» хотя и усложняется, модифицируется в процессе онтогенеза, но на каждом этапе он — целый и имеет все те части, которые позволяют использовать его в качестве «дома» все более и более обустроенного.

Организм развивается совсем не так, как строится дом.

Системогенетический анализ процессов развития раскрыл системный характер морфогенетических процессов, что позволило сформулировать следующие принципы.

1. *Принцип гетерохронной закладки компонентов функциональной системы.* За счет **внутрисистемной гетерохронии** — неодновременной закладки и разной скорости формирования различных по сложности компонентов функциональной системы (более ранняя закладка и формирование более сложных компонентов) — эти компоненты «подгоняются» к одновременному началу функционирования в рамках данной системы.
2. *Принцип фрагментации органа. В связи с наличием* ***межсистемной гетерохронии*** — формирования отдельных функциональных систем на последовательных этапах онтогенеза — состав данного органа в каждый момент развития неоднороден по своей зрелости. Наиболее зрелыми оказываются те элементы, которые должны обеспечить реализацию систем, формирующихся на наиболее ранних этапах. Так, например, у птенца формируется не внутреннее ухо и слуховая кора вообще, но в них избирательно и ускоренно созревают те элементы, которые оказываются чувствительными к частоте «пищевых» сигналов матери, т. е. элементы, необходимые для обеспечения ранних форм пищедобывательного поведения.
3. *Принцип минимального обеспечения функциональных систем.* Функциональная система становится «продуктивной» (обеспечивающей достижение результата и имеющей все необходимые составляющие операциональ-

ной архитектоники до того, как все ее компоненты получат окончательное структурное оформление.

С позиций представлений о системном характере морфогенетических процессов, особенно учитывая принцип фрагментации, можно рассмотреть **орган**, представляющий собой обособленный комплекс тканей, в качестве общей эволюционно фиксированной «части» множества систем, направленных на достижение разных результатов, или, говоря словами создателя теории системогенеза П. К. Анохина, «как арену, на которой разыгрывается постепенный и гетерохронный захват отдельных его структур в интересах отдельных функциональных систем». Характеристика данного множества в традиционных терминах описывается как «специфическая функция» органа.

Система объединяет органы, а орган — системы.

Отвечая на вопрос о том, почему клетки, принадлежащие разным функциональным системам, в процессе эволюции оформились как локальное морфологическое образование — орган, можно предположить действие факторов, обусловливающих обособление клеточных элементов с различающимися наборами экспрессированных генов и, следовательно, с различающимися метаболическими «потребностями». С одной стороны, к подобным факторам, «сближающим» клетки, можно отнести наличие особых метаболических «потребностей», удовлетворение которых требует срочных обменов специфическими метаболическими субстратами между близко расположенными клетками определенных специализаций. Подобный обмен между непосредственно контактирующими клетками был назван метаболической кооперацией. С другой стороны, фактором, «разделяющим» клетки с разными наборами экспрессированных генов, может быть необходимость пространственного разобщения несовместимых генов.

14.6.2. Научение как реактивация процессов созревания

В настоящее время общепризнано, что многие закономерности модификации функциональных и морфологических свойств нейронов, а также регуляции экспрессии генов, лежащие в основе научения у взрослых, сходны с теми, которые определяют процессы созревания, характеризующие ранние этапы онтогенеза. Это дает авторам основание рассматривать научение как *реювенилизацию* («возврат в детство»), или реактивацию процессов созревания, имеющих место в раннем онтогенезе (см. главу 20; следует иметь в виду, что в ней в соответствии с традициями биологической литературы период онтогенеза, обозначаемый здесь как «созревание», называется «развитием»). В рамках ТФС, наряду с признанием специфических характеристик ранних этапов индивидуального развития по сравнению с поздними, уже довольно давно было обосновано представление о том, что системогенез имеет место не только в раннем онтогенезе, но и у взрослых, так как формирование нового поведенческого акта есть формирование новой системы.

Позднее был сделан вывод о том, что принципиальным для понимания различий роли отдельных нейронов в обеспечении поведения является учет *истории формирования поведения*, т. е. истории последовательных системогенезов, а также разработана **системно-селекционная концепция научения**. Она представляет собой составную часть **системно-эволюционной теории**, которая сформулирована В. Б. Швырковым и является важнейшим компонентом методологической базы

системной психофизиологии. Основное содержание системно-эволюционной теории будет изложено в настоящем и в следующем параграфе.

14.6.3. Научение — селекция или инструкция?

Системно-селекционной концепции научения созвучны современные идеи о «функциональной специализации» клеток и о селективном (отбор из множества *разнообразных* нейронов клеток с определенными свойствами) принципе, лежащем в основе формирования нейронных объединений на ранних и поздних стадиях онтогенеза. Принципы нейронной специализации и селекции пришли на смену идеям о «функциональной локализации» и об инструктивном («инструктирование» клеток соответствующими сигналами) принципе формирования нейронных групп.

Представление, сложившееся как в когнитивных науках, так и в биологии о том, что индивид снабжен «многоцелевыми» врожденными элементарными «кирпичиками» — «примитивами» (см. 14.4.2), из которых в условиях инструктирующего влияния среды может быть сконструировано что угодно в процессе «ассоциативного обучения», подвергается разносторонней критике. Доказательно обосновываются преимущества представления, согласно которому научение есть процесс селекции и прогрессивной специализации. Так, Дж. Эдельман приводит аргументы против инструктивного принципа, заключающиеся в том, что этот принцип требует точной копии каждого сигнала. Копия может формироваться новыми структурами, включающими старые компоненты, или совершенно новыми структурами. В первом случае необходим механизм высшего порядка (гомункулюс) для различения старых и новых элементов; во втором случае система будет быстро истощена. Именно поэтому альтернативным вариантом является селекция.

Принцип селекции по Эдельману может быть описан следующим образом. В мозге формируются группы нейронов, каждая из которых по-своему активируется при определенных изменениях внешней среды. Специфика группы обусловлена как генетическими, так и эпигенетическими модификациями, происшедшими независимо от упомянутых изменений. Когда происходит определенное изменение среды, оно приводит к отбору из числа имеющихся разнообразных клеток такой группы, которая, в терминах Дж. Эдельмана, может обеспечить надлежащую реакцию. Изменение среды и группа могут считаться соответствующими друг другу в том случае, если клетки последней отвечают на данное изменение *более* или *менее* специфично.

Селекция — основа эволюционного и индивидуального развития.

Селекция имеет место уже при созревании мозга в раннем онтогенезе, в процессе которого множество (50% и более) нейронов гибнет. Отобранные же клетки составляют *первичный ассортимент*. *Вторичный ассортимент* формируется в результате селекции, происходящей при научении в процессе поведенческого взаимодействия со средой. Принятие положения о селекции как основе развития на всех его этапах устраняет дихотомию между созреванием и научением.

Между селекцией нейронов, селекцией в эволюции и клональной селекцией в иммунологии можно провести аналогию. Гарантия успеха во всех случаях — предсуществующее многообразие нейронов, индивидов или лимфоцитов. Так, в иммунологии раньше считалось, что антиген «инструктирует», изменяет лимфоцит. Однако затем стало ясно, что антиген «отбирает» лимфоцит, обладающий соответствующими свойствами, и соединяется с ним. Отобранные лимфоциты начинают делиться, образуя

популяцию однородных клеток (**клон**). В результате продукция необходимых в данном случае антител увеличивается в 105–106 раз, что обеспечивает защиту от чужеродных антигенов даже при их высокой концентрации.

В рамках системно-селекционной концепции научения формирование новой системы рассматривается как фиксация этапа индивидуального развития — формирование нового *элемента индивидуального опыта* в процессе научения. Известно, что как молекулярно-биологическое, так и морфологическое «обеспечение» достижения одного и того же результата нового поведенческого акта сразу после завершения обучения и через несколько часов или дней после этого существенно различаются. Возможно, в процессе фиксации элемента опыта действует принцип минимального обеспечения систем (см. 14.6.1). Сравнительный анализ нейронного обеспечения реализации данного элемента на ранней стадии консолидации памяти, когда упомянутая ранее модификация морфологических свойств нейронов еще не завершена, и на поздних стадиях является актуальной задачей.

14.6.4. Системная специализация и системоспецифичность нейронов

Специализация нейронов относительно вновь формируемых систем — **системная специализация** — постоянна, т. е. *нейрон системоспецифичен*. В настоящее время обнаружены нейроны, специализированные относительно самых разнообразных элементов опыта: актов использования определенных слов у людей, актов «социального контакта» с определенными особями в стаде у обезьян, актов инструментального поведения у кроликов, актов ухода за новорожденными ягнятами у овец и многих других.

> Если нейрон специализировался, то это на всю жизнь.

> Когда надо обучаться, начинают «говорить» молчащие нейроны.

В основе формирования новых функциональных систем при научении лежит селекция нейронов из резерва (ранее «молчавших», импульсно неактивных клеток; подробнее см. в главе 15). Селекция нейронов зависит от их индивидуальных свойств, т. е. от особенностей их метаболических «потребностей».

В экспериментах с использованием метода микроионофореза (подведение к нейрону через микроэлектрод биологически активных веществ) было показано, что искусственное изменение «микросреды» «молчащих» нейронов ведет к появлению у них импульсации. Вероятно, искусственное подведение веществ к нейрону приводит к рассогласованию между его «потребностями» и свойствами «микросреды». Тем самым моделируется вовлечение нейронов из резерва при научении, необходимость которого на уровне целого организма также может быть связана с рассогласованием между потребностями последнего и имеющимся у него опытом. Разные «молчащие» нейроны чувствительны к разным медиаторам, что, возможно, связано с различием их «потребностей». Видимо, именно нарастание в филогенезе разнообразия метаболических «потребностей» нейронов (белковый и пептидный состав нейронов в филогенезе усложняется) обусловливает филогенетическое усложнение поведения.

Говоря об образовании *постоянных* системных специализаций нейронов как основе научения, следует вновь подчеркнуть сходство этого процесса с тем, что разво-

рачивается при формировании иммунитета. В течение жизни организм *учится* бороться с инфекциями. В основе этого процесса лежит *формирование специализаций иммунных клеток*, обусловливающее появление способности распознавать новый антиген. *Сформированная «память» иммунных клеток постоянна*, они никогда ничего не «забывают».

Индивидуальные различия в обучаемости могут быть связаны с различиями в числе нейронов.

Поскольку считается, что нервная система состоит из нейронов, обладающих своеобразной «индивидуальностью», постольку представляется логичным предположение, что число нейронов в известной мере отражает их разнообразие и предопределяет поведенческие возможности индивида. Можно полагать поэтому, что не только межвидовые, но и индивидуальные различия связаны, в частности, с различием в числе нейронов, имеющихся у сравниваемых видов или индивидов соответственно.

Аргументы в пользу существования подобной связи получены недавно в экспериментах, показавших наличие высокозначимой связи между числом нейронов в определенных структурах мозга и способностью птиц к выучиванию специфического поведения — воспроизведению видовой песни: чем больше нейронов у данной птицы в этих структурах, тем более точно она воспроизводит услышанные от других птиц фрагменты видовой песни. Показано также, что генетически детерминированные вариации в количестве нейронов гиппокампа коррелируют с обучаемостью пассивному избеганию у мышей: чем больше нейронов, тем лучше сохраняется навык.

Положение о селекции и системоспецифичности не означает абсолютной предопределенности: как в раннем онтогенезе селекция не означает полной готовности, предопределенности моделей результатов даже видоспецифичных актов (они формируются в зависимости от особенностей индивидуального развития), так и у взрослого наличие групп нейронов со специфическими свойствами, которые могут быть отобраны при научении, по-видимому, означает возможность сформировать не определенный акт, а определенный класс актов (подробнее см. 14.7.5).

14.6.8. Системогенез и смерть

Консолидация, упрочение вновь сформированной памяти (подробнее см. главу 6) включает морфологические изменения нейронов, такие, например, как изменение размера синапсов, изменение их числа. Начальным звеном каскада молекулярно-биологических процессов, обусловливающих морфологические модификации нейронов как в процессе морфогенеза (ранний онтогенез), так и при консолидации формируемой в процессе научения памяти, является активация «ранних» генов. Активация «ранних» генов — довольно краткосрочный процесс (занимает около 2 ч), сменяемый второй волной активации — «поздних» генов. В составе второй волны активируются морфорегуляторные молекулы, имеющие отношение к морфологическим модификациям нейрона (см. главу 20).

Активация «ранних» генов у взрослого индивида имеет место не только при научении, но и при поражениях нервной системы, повреждениях тела, голоде, стрессе и т. д. Общим для всех этих ситуаций является то, что ранее сформированные способы согласования метаболических «потребностей» нейронов оказываются неэффективными. Поиск новых путей согласования включает как модифика-

ции на уровне поведенческих адаптаций, так и молекулярно-генетические и морфологические перестройки.

Как уже говорилось, нейрон может обеспечить «потребности» своего метаболизма, объединяясь с другими элементами организма в функциональную систему. Поэтому как *в норме* (научение), так и *в патологии* (например, восстановление после инсультов, травматических, опухолевых и тому подобных поражений мозга), когда проблему согласования «потребностей» нельзя решить с использованием имеющихся у индивида способов согласования (т. е. в рамках имеющегося у индивида опыта), *развертываются процессы системогенеза*.

Как научение в норме, так и восстановление в патологии — это формирование новых путей достижения положительных результатов.

О формировании новой системы, направленной на достижение конкретного результата, как о важнейшем звене механизмов научения уже шла речь выше. Адаптационные изменения организации внутренней среды и соотношения индивида со средой внешней, возникающие в условиях патологии, могут быть также рассмотрены как формирование новых путей достижения положительных результатов. В многочисленных исследованиях динамики активности мозга, например после локальных его повреждений, показано, что в интактных структурах мозга развиваются процессы реорганизации, обусловливающие восстановление поведения, и что эти процессы сопоставимы с пластическими перестройками, имеющими место при научении в норме. В связи с этим неудивительно, что реювенилизация — активация у взрослого процессов, характерных для созревания мозга в раннем онтогенезе, — имеет место не только при научении в норме (см. 14.6.2), но и при восстановлении после поражений мозга.

Измениться или умереть — выбор, с которым сталкивается нейрон в норме и патологии.

В том случае, когда процессы системогенеза протекают успешно, формируются новые системы, устанавливаются новые межнейронные соотношения, обеспечиваемые морфологическими перестройками (в основе которых — активация генетического аппарата) и обеспечивающие удовлетворение метаболических «потребностей» нейронов, а следовательно, и их выживание. Если же нет, то рассогласование между «потребностями» нейронов и их микросредой не устраняется, нейроны гиперактивны, активация «ранних» генов затягивается: одна волна экспрессии сменяет другую. В случаях такой затянутой активации «ранних» генов в нейронах могут экспрессироваться так называемые *гены смерти*, активация которых ведет к гибели нервных клеток — апоптозу.

В рамках такого представления множественные повторные волны экспрессии «ранних» генов на начальных стадиях онтогенеза возможно связать не только с интенсивным морфогенезом и формированием все новых поведенеческих актов (у многих животных за первые недели постнатального онтогенеза формируется больше половины актов всего поведенческого репертуара), но и с гибелью в этот период 50% или более из появляющихся нервных клеток (см. 14.6.3).

Итак, в случае возникновения рассогласования между «потребностями» нейрона и его микросредой и при невозможности устранить рассогласование в рамках имеющегося опыта как в норме (в раннем онтогенезе и у взрослого), так и в патологии у него есть, образно говоря, альтернатива: вовлечение в успешный *системогенез* или *смерть*.

Логично полагать, что в условиях патологии особенно часто имеет место второй вариант развития событий — смерть. Но не только. Можно предположить, что в случаях, когда индивид оказывается в «неизбегательной» ситуации (что в субъективном плане ведет к депрессивному состоянию) или в ситуации нормального обучения сравнительно долго решает сложную проблему, также имеет место нарастание частоты смерти нейронов.

Необходимо подчеркнуть здесь не только негативный, но и позитивный, в общеорганизменном плане, аспект гибели нейронов. Выше отмечалось, что гибель клеток в раннем онтогенезе — характеристика, присущая нормальному созреванию. Фатальный для отдельных клеток исход — гибель — может оказываться неизбежной платой за возможность осуществления успешного системогенеза и далее — на протяжении всего индивидуального развития. Неизбежной, возможно, в том случае, если метаболические «потребности» каких-либо клеток вступают в *неустранимое противоречие с теми новыми способами согласования* «потребностей» клеток индивида, формирование которых диктуется необходимостью соответствовать изменившимся условиям внешней и/или внутренней среды и выражается в образовании новых систем (научение) и изменении межсистемных отношений. Действительно, в последнее время В. В. Шерстневым и сотрудниками получены экспериментальные данные, демонстрирующие увеличение апоптоза в ситуации обучения животных.

14.7. Структура и динамика субъективного мира человека и животных

В процессе формирования индивидуального опыта вновь сформированные системы *не сменяют* предсуществующие, *но наслаиваются* на них. Что это значит? Ответ на этот вопрос будет дан в настоящем разделе.

14.7.1. Историческая детерминация уровневой организации систем

Представления о закономерностях развития разрабатываются многими авторами в связи с идеями уровневой организации. Процесс развития рассматривается как переход не от части к целому, но от одного уровня интегрированности к другому; причем формирование новых уровней в процессе развития не отменяет предыдущих и первые не вступают со вторыми в отношения доминирования управления — подчинения (исполнения).

В ТФС разработана концепция **изоморфности иерархических уровней**. Изоморфность уровней заключается в том, что *все они* представлены функциональными системами, а не какими-либо специальными процессами и механизмами, специфичными для данного уровня, например периферического кодирования и центральной интеграции, классического обусловливания и инструментального обучения, регуляции простых рефлекторных и сложных произвольных движений и т. п. Независимо от уровня системообразующим фактором для всех этих систем является результат, а фактором, определяющим структурную организацию уровней, их упорядоченность, — история развития. Этот вывод согласуется с представлением о преобразовании последовательности стадий психического развития в уровни психической организации — стержнем концепции Я. А. Пономарева о пре-

вращении этапов развития явления в структурные уровни его организации — и с позицией Л. С. Выготского, считавшего, что «индивид в своем поведении обнаруживает в застывшем виде различные законченные уже фазы развития». Ж. Пиаже также подчеркивал соответствие стадий развития уровням организации поведения, полагая при этом, что формирование нового поведения означает «ассимиляцию новых элементов в уже построенные структуры».

Наряду с изложенными идеями высказываются также и мнения о том, что « истинное развитие» представляет собой не «наслоение», а смену одних образований другими. Однако эти мнения опровергаются данными многочисленных экспериментов. Так, обнаружено, что в основе образования нового элемента опыта лежит не «переспециализация» ранее специализированных нейронов, а, как уже говорилось, установление постоянной специализации относительно вновь формируемой системы части нейронов резерва.

В литературе накапливается все больше данных о **неонейрогенезе**, т. е. о формировании новых нейронов, у взрослых млекопитающих, в том числе и у людей. Обнаружено, что число выживших нейронов из числа вновь появившихся в процессе нейрогенеза у взрослых животных увеличивается при содержании последних в обогащенной среде и повышении интенсивности их обучения. В то же время искусственное угнетение неонейрогенеза затрудняет обучение. Эти и другие подобные данные позволяют считать, что наряду с рекрутированием клеток резерва неонейрогенез также вносит вклад в процессы системогенеза. Иначе говоря, вновь появившиеся нейроны могут специализироваться в отношении вновь формируемых систем. Нельзя исключить и роль неонейрогенеза в дополнении первичного ассортимента, «предназначенного» для последующего научения.

> Чем больше взрослый индивид учится, тем эффективнее у него нейрогенез.

Таким образом, новая система оказывается «добавкой» к ранее сформированным, «наслаиваясь» на них. В связи с этим появление клеток новой специализации приводит к увеличению общего количества активных в поведении клеток (см. главу 15).

Как же используются элементы опыта разного «возраста» в достижении результатов поведения?

14.7.2. Поведение как одновременная реализация систем разного «возраста»

> Системная структура поведения отражает историю его формирования.

В экспериментах с регистрацией активности нейронов, специализированных относительно систем разного «возраста», обнаружено, что осуществление поведения обеспечивается не только посредством реализации новых систем (рис. 14.3 — НС), сформированных при обучении актам, которые составляют это поведение, но и посредством *одновременной* реализации множества более старых систем (рис. 14.3 — СС), сформированных на предыдущих этапах индивидуального развития. Последние могут вовлекаться в обеспечение многих поведений, т. е. относиться к системам, которые являются общими для разных актов (рис. 14.3). Заметим, что если один и тот же нейрон, принадлежащий к такой «общей» системе, вовлекается в разные акты, то характеристики его активации в этих актах различаются, так как в них он должен согласовывать свою активность с активностью разных наборов клеток.

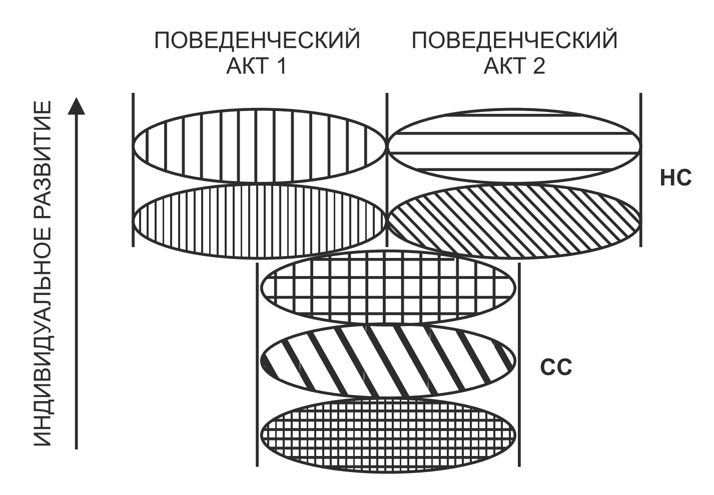


Рис. 14.3. Системная структура поведения

СС — «старые» системы; НС — «новые» системы. Стрелка обозначает ход индивидуального развития

Таким образом, системы, реализация которых обеспечивает достижение результата поведенческого акта, формируются на последовательных стадиях индивидуального развития, поэтому системная структура поведения отражает историю его формирования. Иначе говоря, *реализация поведения* есть *реализация истории формирования поведения*, т. е. множества систем, каждая из которых фиксирует этап становления данного поведения.

14.7.3. О роли выдвижения и селекции гипотез в формировании индивидуального опыта

Описание соотношения организма со средой в новой ситуации как процесса, включающего выдвижение и селекцию гипотез, было в яркой форме представлено в работах К. Поппера. Идея о том, что в основе научения лежит выдвижение и проверка гипотез, в настоящее время используется при разработке новых моделей в когнитивной психологии.

Д. Деннетт, рассматривая гипотетическое «скиннеровское» существо, осуществляющее отбор одного удачного акта из ряда путем реализации последовательных проб «вслепую», отмечает, что каждая из таких проб может привести к гибели существа. Автор справедливо считает более эффективным способом формирования нового опыта соотношения организма со средой предварительную, «внутреннюю» селекцию актов.

> Вместо нас гибнут наши гипотезы.

В области практической деятельности человека (спортивной, музыкальной и т. д.) реальность этой стадии формирования опыта осознана уже давно. Анализ процесса освоения нового музыкального произведения или обучения новому акробатическому элементу привел к пониманию того, что «каждый пассаж должен быть вполне готов психически, прежде чем он будет испробован на рояле» и что «чем лучше занимающийся представит изучаемое движение, тем быстрее будет происходить процесс обучения».

«Внутренняя» селекция делает возможной ситуацию, в которой вместо нас гибнут наши гипотезы. Существо, которое производит «внутреннюю» селекцию (при этом используются субъективные модели среды), Деннетт назвал «попперовским», отметив, что производить предварительную селекцию умеют не только люди. С позиций уже изложенного в этой главе представления об опережающем отражении действительности как отличительном свойстве жизни, предполагающем построение моделей будущих событий, логично полагать, что это «умение» есть у всех индивидов, совершающих целенаправленные поведенческие акты.

Очевидно, что выдвижение акта-гипотезы и его тестирование во «внутреннем» плане, т. е. проверка гипотезы на соответствие структуре опыта индивида (пробная организация совместной активности новой совокупности нейронов), должны занимать определенный временной интервал. Величина интервала, видимо, зависит от многих обстоятельств: степень новизны гипотезы, сложность уже имеющегося у индивида опыта и др. Основываясь на многочисленных, хотя и косвенных, данных, показывающих значительное сходство паттернов мозговой активности при воображении и реальном осуществлении данного действия, можно предположить, что составы активированных нейронов при тестировании гипотезы во «внутреннем» и затем во внешнем плане существенно, хотя, конечно, не целиком перекрываются.

В результате тестирования фиксируется новая интеграция (разная при разных исходах тестирования), т. е. происходит изменение структуры индивидуального опыта. Так, в экспериментах с регистрацией активности нейронов у обезьян показано, что характеристики активности нейронов существенно изменяются уже на этапе, когда животное нашло правильное решение (в следующих после этого изменениях реализаций поведения животное с вероятностью, равной единице, начинает действовать безошибочно), но еще ни разу не проверило его реализацией «внешнего» поведения, завершающегося подачей пищи.

Таким образом, можно считать, что фиксация новой интеграции необязательно требует достижения результата «внешнего» поведения. Но это, однако, не означает, что нарушается одно из основных положений ТФС — о результате как системообразующем факторе. В качестве системообразующего фактора в этом случае выступает результат тестирования гипотезы во внутреннем плане.

Нет оснований думать, что консолидация памяти, лежащая в основе описанной фиксации интеграции, происходит мгновенно. В связи с этим возникает вопрос: отличаются ли стадии консолидации памяти в этом случае (и если отличаются, то как) от подробно описанных в литературе на психологическом, поведенческом, нейрофизиологическом и молекулярно-биологическом уровне стадий консолидации памяти, сопровождающих реализацию «внешнего» поведения? Ответ на этот вопрос важен для понимания закономерностей формирования памяти.

В части случаев вновь сформированная интеграция как таковая не предполагает реализации специального поведения для своего тестирования во внешнем плане; многие «внутренние действия» не подлежат последующей экстериоризации. В других случаях прошедший внутреннее тестирование акт-гипотеза формируется для того, чтобы совершить то или иное конкретное «внешнее» поведение (внешнее тестирование). В этих случаях во временном интервале между внутренним и внешним тестированием в памяти хранится система, которая может быть названа «латентной».

Вероятно, характер процессов консолидации памяти должен зависеть от величины временного интервала между внутренним и внешним тестированием. Если консолидация после внутреннего тестирования уже завершилась, ее тестирование во внешнем плане может быть связано с модификациями, подобными тем, которые имеют место при реконсолидации вследствие реактивации памяти (см. 14.7.9). Результирующая структура опыта, состояние его нейронного и молекулярно-биологического обеспечения будут разными в зависимости от того, насколько позже произошло внешнее тестирование по сравнению с внутренним.

Поведение может измениться еще до тестирования гипотезы во внешнем плане и до осознания результатов этого тестирования.

Изменение структуры индивидуального опыта вследствие внутреннего тестирования не может не сказаться на характеристиках реализации ранее сформированного «внешнего» поведения, которое обеспечивается за счет актуализации опыта. Результаты недавних экспериментов с участием испытуемых, выбирающих стратегию поведения в сложной среде, позволяют считать, что модификация поведения может происходить не только в интервале между проверкой гипотезы во внутреннем и внешнем планах, но и между проверкой гипотезы во внешнем плане и осознанием результатов этой проверки. Показано, что испытуемые после ряда тестирующих проб во внешнем плане начинают адекватную модификацию своего поведения, соответствующую закономерностям организации среды, еще не будучи способными дать отчет об этих закономерностях. Осознанию, «интеллектуальному» решению, как это было показано еще около 30 лет назад О. К. Тихомировым и его сотрудниками, непосредственно предшествует стадия «эмоционального решения», когда у человека возникает ощущение, что им найден принцип решения задачи, но он еще не может его сформулировать.

14.7.4. Пренатальная история формирования поведения

Первые **функциональные системы**, реализация которых характеризуется разнообразными «генерализованными» и «локальными» движениями и которые сами, в свою очередь, характеризуют поведенческие акты, соотносящие плод и его среду как целое, появляются уже на стадии пренатального онтогенеза. Эти функциональные системы становятся элементами индивидуального опыта, особенности которого зависят от конкретных условий развития данного индивида. Эксперименты показывают, что сформированный в пренатальном онтогенезе опыт используется индивидом позже, а именно в организации поведения после рождения — на стадии постнатального онтогенеза. Характеристики «постнатального» поведения зависят от особенностей пренатального опыта. Так, например, новорожденные котята предпочитают соскам матери, смоченным физиологическим раствором, те ее соски, которые смочены веществом, вводившимся в околоплодные воды во время развития этих котят. Эти результаты становятся еще более демонстративными, если учесть, что данное вещество неизменно отвергается котятами, не подвергшимися такому пренатальному воздействию.

Изменения функционирования материнского организма, наступающие вслед за актами, реализуемыми плодом, обеспечивают в каждый данный момент специфическое приспособление условий среды к динамике текущих потребностей плода. Поэтому движения плода рассматриваются как имеющие приспособительное

значение и способствующие полноценному внутриутробному развитию. Одни движения (вращательные) предотвращают «прилипание» плода к стенке матки. Другие — обеспечивают захват и заглатывание околоплодных вод или ведут к увеличению поступления питательных веществ и кислорода за счет интенсификации пупочно-плацентарного кровотока. В связи с движениями плода наблюдаются изменения в активности ряда мозговых структур матери, а также повышение тонуса мышц матки, отражающееся на кровотоке в ней и выступающее в качестве фактора, обеспечивающего отмеченную интенсификацию кровотока.

Поведение плода, как и поведение индивида после рождения, возникает при необходимости соответствующей потребности. При голодании матери частота движений плода нарастает; если же концентрация питательных веществ в среде, с которой контактирует плод, повышается (потребление пищи или введение матери раствора глюкозы), частота, наоборот, падает. Движения могут быть способом не только обеспечить приток питательных веществ, но и избавиться от повреждающих воздействий. Обнаружено, что куриный эмбрион может минимизировать биологически отрицательные воздействия внешней среды (электрическая стимуляция) посредством модификации своей двигательной активности: повышает амплитуду движений в одной экспериментальной ситуации и понижает — в другой.

> Движения плода — не «тренировка», а поведение, направленное на достижение полезных приспособительных результатов.

Таким образом, двигательная активность может быть рассмотрена как форма поведения плода, который через посредство скелетной мускулатуры активно добывает себе пищу. Даже дыхательные движения плода являются не «тренировкой» будущего дыхания, но приспособлением к текущим условиям внутриутробного существования, обеспечивающим выделение, питание и дыхание плода.

На стадии постнатального развития системы «пренатальных» актов начинают «обслуживать» достижение результатов более дифференцированного поведения. В качестве показателя увеличивающейся дифференциации поведения от пренатального к постнатальному периоду можно привести, например, увеличение числа вариантов поведения захвата пищевых веществ. Увеличение связано с изменением потребностей, обусловленным созреванием, и усложнением среды, в которой поведение формируется. Усложнение, в свою очередь, связано как с родами и переходом к внеутробному существованию, так и с нарастанием степени «дробления» среды индивидом и появлением возможности учесть все больше ее параметров. Пищедобывательное поведение развивается от движений плода, ведущих к увеличению пупочно-плацентарного кровотока и заглатыванию околоплодной жидкости, к сосанию, которое представляет собой сложное целенаправленное поведение, зависящее от множества факторов (например, от конкурентной активности сибсов). Далее — к манипулированию непищевыми объектами — особому этапу формирования пищедобывательного поведения — и ко все возрастающему разнообразию актов, направленных на захват разных видов твердой пищи.

И в раннем пренатальном онтогенезе, и у взрослого достижению результатов, описываемых на уровне целостного организма как изменение соотношения организма и среды, на уровне отдельных клеток соответствует удовлетворение разнообразнейших метаболических «потребностей» этих клеток. Поэтому реализация поведенческого акта на любом этапе индивидуального развития может быть оха-

рактеризована как в аспекте изменения соотношения целостного организма и внешней среды, так и в аспекте внутренних изменений, обеспечивающих потребности метаболизма отдельных клеток. Тем не менее можно предположить, что в раннем онтогенезе существует специфика этих «потребностей», связанная с постоянной необходимостью обеспечения сравнительно более массивного, чем у взрослого, морфогенеза. Наличие «пренатальных» поведенческих актов не только обеспечивает достижение результатов, о которых уже было сказано, но и оказывается необходимым условием нормального созревания нервной системы, искусственное же ограничение движений приводит к нарушению процессов дифференциации нейронов, нарушению синаптогенеза и т. д.

Считается, что развитие «первичного моторного репертуара» в раннем онтогенезе осуществляется путем генерации пробных «движений» как целостных актов, направленных на достижение определенной цели. Достижение полезного приспособительного результата при реализации пробного акта является критерием его отбора. Следовательно, видимая «неинтегрированность», «хаотичность» движений плода может быть обусловлена присутствием в поведенческом репертуаре значительного числа *пробных* актов. Также это может быть связано с тем, что не только процесс реализации сформированного поведения, как мы только что говорили, но и процесс его формирования должен быть согласован с динамикой морфогенеза. Четкая связь между процессами научения и структурным созреванием мозга показана во многих исследованиях.

Итак, совершение плодом движений никоим образом не должно рассматриваться как функционирование частей будущей целостной конструкции, не имеющее в данный момент приспособительного значения. С момента образования зиготы и в процессе ее последующего деления мы имеем дело с новой целостностью, с уникальным, отличным от организма матери геномом и, следовательно, со специфическими, уникальными «потребностями», которые нуждаются в удовлетворении. Плод живет, а не готовится к жизни. Он представляет собой целостный «домик», а не фундамент будущего дома (см. 14.6.1). Элементы индивидуального опыта нового организма формируются уже на стадии пренатального онтогенеза. Их реализация, характеризуясь теми или иными движениями, соотносит плод и его среду как целое, обеспечивая достижение адаптивных поведенческих результатов (см. 14.1.4, «онтогенетическая» эклектика) и одновременно способствуя процессам созревания.

Плод живет,
а не готовится к жизни.

14.7.5. Индивидуальное развитие как последовательность системогенезов

В основе процесса специализации нейрона при научении лежит экспрессия «ранних» и затем «поздних» генов (см. 14.6.8 и главу 20), ведущая к изменению структуры нейрона и его метаболических «потребностей». Если принять, что при формировании новой специализации нейронов в процессе научения (системогенеза) новому поведению используется очередной, новый вариант реализации данного индивидуального генома, то с позиций высказанных соображений индивидуальное развитие может быть представлено как последовательность системогенезов и актуализация генома, связанная с системогенезами.

Сопоставив становление системной специализации нейрона в процессе научения с формированием вторичного ассортимента (по Дж. Эдельману), мы можем рассмотреть формирование первичного ассортимента как образование преспециализации нейронов в процессе раннего онтогенеза, а научение — как «расходование» сформированных преспециализаций путем перевода их в конкретные специализации относительно вновь формируемых систем. Возможно, это «расходование» — один из факторов, определяющих экспериментально выявляемый феномен понижения уровня экспрессии «ранних» генов с возрастом.

Развитие — это актуализация генома в процессе последовательных системогенезов.

Преспециализация нейронов, предназначенных для древних систем видоспецифичных актов, сравнительно жестко детерминирует, относительно системы какого конкретного акта они будут специализированы при научении. Однако эта детерминация не однозначна. Как мы уже говорили, видоспецифичные акты формируются в зависимости от особенностей индивидуального развития. Так, показано, что если крысятам сразу после рождения давать молоко только из поилок, то вместо сосания у них формируется другое пищедобывательное поведение, сильно отличающееся от сосания, — лакание. Известно, что в норме первичная вокализация у детей — лепет — является доречевой стадией формирования речи. У немых детей, которые с рождения подвергаются воздействию жестовой речи, вместо вокализационного наблюдается «мануальный лепет»: они продуцируют отдельные «речевые жесты» и их бессмысленные последовательности. С помощью картирования активности мозга взрослых обнаружено, что структуры мозга, активные в норме при голосовой речепродукции, активируются и у немых, но при жестовой речи. Вероятно, в значительной степени перекрывающиеся, хотя и не идентичные, группы нейронов специализируются в отношении «систем речепродукции», которые оказываются «вокализационными» в норме или «жестовыми» у немых.

Значительно менее ясно, на каком «языке» «написана» преспециализация нейронов, предназначенных для формирования индивидуально специфического поведения у взрослого индивида. Предположим, если один экспериментатор учит животное нажимать на педаль для получения пищи, он обнаруживает нейроны, специализированные относительно системы этого акта. Другие экспериментаторы после обучения животного потягиванию зубами кольца находят нейроны, специализированные относительно системы этого акта. Нельзя думать, что подобный акт, а также любые другие, которые может придумать экспериментатор, заранее предопределены «своей» преспециализацией. Скорее, рассматривая индивидуально специфические акты, следует говорить, что отдельные группы преспециализаций предназначаются для последовательных стадий индивидуального развития на протяжении всей жизни. И язык преспециализаций, предназначенных для индивидуально специфических актов, есть язык стадий, отвлеченный от их конкретного индивидуально специфического содержания. Это содержание может быть описано через уникальный набор актов, формируемых данным индивидом в специфических условиях существования. Язык преспециализаций становится языком конкретного акта в результате обучения этому акту и формирования специализаций нейронов в отношении системы этого акта.

В психологической литературе не раз предпринимались попытки периодизации развития структуры личности, в том числе личности взрослого человека. Так,

Э. Эриксон выделяет универсальные для человечества периоды (с 20 лет до смерти) *ранней*, *средней* и *поздней* зрелости, полагая, что эти периоды представляют собой эпигенетическое развертывание наследуемого генетически «плана личности». Все указанные периоды характеризуются наличием в каждом из них множества стадий. Выделить и описать все эти стадии пока невозможно. В то же время представляется логичным, что эти стадии могут быть описаны через число пройденных системогенезов, общее число сформированных систем и характер отношений (оппонентность, синергия и т. п.), сложившихся между системами и их группами и характеризующих структуру индивидуального опыта на данной стадии.

По-видимому, существует определенное, но не однозначное соответствие «номера» стадии и возраста индивида (у разных индивидов скорости развертывания стадий, темпы индивидуального развития различаются). Вписать вновь формируемую систему в структуру, содержащую на данном этапе индивидуального развития n взаимосвязанных систем, и в структуру, содержащую на более позднем этапе 100 n систем, — разные задачи. Скорее всего, для этого нужны нейроны с разными свойствами (разными преспециализациями) и разными морфологическими связями. Эти различия свойств и связей могут быть одним из ключевых факторов, который обусловливает различия мозгового обеспечения «одного и того же» поведения, формируемого на ранних и поздних стадиях индивидуального развития, что выявляется как у животных при регистрации активности нейронов, так и у людей в экспериментах с картированием мозга. Так, при изучении с помощью ПЭТ (см. главу 2) активности отдельных структур мозга, вовлекающихся в обеспечение решения вновь освоенной экспериментальной задачи зрительной дискриминации, обнаруживается, что у молодых и пожилых испытуемых при решении данной задачи с *одинаковой эффективностью* согласованно активируются *разные* наборы структур.

Изучение и сравнение (в том числе и межвидовое) языков видоспецифичных и индивидуально специфических преспециализаций представляется чрезвычайно перспективной задачей.

14.7.6. Структура субъективного мира и субъект поведения

Специализация нейронов относительно элементов индивидуального опыта означает, что в их активности отражается не внешний мир как таковой, а соотношение с ним индивида. Именно поэтому изучение системных специализаций нейронов — адекватный метод для описания субъективного мира.

В рамках такого описания **субъективный мир** выступает как структура, которая представлена накопленными в эволюции и в процессе индивидуального развития системами, закономерности отношений между которыми — *межсистемные отношения* — могут быть описаны качественно и количественно. Под **субъектом поведения** понимается весь набор функциональных систем, из которых состоит видовая и индивидуальная память. *Состояние субъекта поведения* при этом определяется через его системную структуру как совокупность систем разного фило- и онтогенетического возраста, одновременно активированных во время осуществления конкретного акта. Минимально необходимый набор систем разного возраста, реализация которых обеспечивает достижение результата отдельного поведенческого акта, может быть рассмотрен как **единица индивидуального опыта**, а отдельная система — как **элемент индивидуального опыта**.

14.7.7. Динамика субъективного мира как смена состояний субъекта поведения

С этих позиций **динамика субъективного мира** может быть охарактеризована как смена состояний субъекта поведения в ходе развертывания поведенческого континуума (см. рис. 14.1). Упоминавшиеся ранее трансформационные (переходные) процессы теперь предстают как смена одного специфического для данного акта набора систем на другой набор, специфичный для следующего акта в континууме. Во время трансформационных процессов отмечается «перекрытие» активации нейронов, относящихся к предыдущему и последующему актам, а также активация «лишних» нейронов, не активирующихся во время реализации упомянутых актов.

Параметры активности нейронов при смене одного акта на другой соответствуют характеристикам и совершенного, и будущего акта.

«Перекрытие» должно быть рассмотрено не как совпадение во времени активаций нейронов, обеспечивающих разные процессы, а как **коактивация** (совместная взаимозависимая активация) нейронов, во время которой происходит согласование состояний всех одновременно активных клеток, принадлежащих к системам разных актов. Это согласовывание лежит в основе системного процесса, который включает:

- оценку индивидом достигнутого результата;
- зависимую от данной оценки организацию следующего акта;
- реорганизацию отношений между системами только что реализованного акта.

Таким образом, переходные процессы — это не просто «наложение» системных процессов уже начавшегося следующего акта на процессы еще не завершившегося предыдущего, а *специальный системный процесс, имеющий самостоятельное значение*.

Такое понимание содержания переходных процессов подтверждают экспериментальные данные, демонстрирующие, что параметры активности нейронов во время переходных процессов, с одной стороны, отражают характеристики только что совершенного поведения, а с другой — предсказывают характеристики будущего.

Наличие активации «лишних» нейронов можно объяснить тем, что переходные процессы происходят с вовлечением и, возможно, с модификацией и тех элементов опыта, которые не используются для реализации соседних актов, объединяемых переходными процессами. Таким образом, эти нейроны — «не лишние». Их активация — показатель связи между системами реализуемых актов континуума и остальными элементами опыта.

14.7.8. Вариативность системной организации поведенческого акта в последовательных реализациях

По активности нейрона в поведении можно установить, к какой системе он принадлежит. Следовательно, регистрируя активность нейронов в поведении, можно определить, какие именно системы актуализируются при его реализации. Таким образом было обнаружено, что процессам *реализации одиночного акта* поведения соответствует сложная и динамичная системная структура, представленная как *системами, которые неизменно вовлекаются* в его осуществление, так и система-

ми, набор которых модифицируется от реализации к реализации данного акта, но которые неизменно вовлекаются в реализацию каких-либо других актов.

Модификация набора определяется невозможностью полного воспроизведения в повторных реализациях акта структуры межсистемных отношений. Даже самые простые акты, реализуемые друг за другом, являются «повторением без повторения» [Бернштейн, 1966]. Каждый последующий акт отличается от предыдущего хотя бы уже потому, что ему предшествует большее количество реализованных актов, а следовательно, он может характеризоваться иным уровнем мотивации, степени автоматизированности и т. п. Кроме того, параметры полученного результата не «математически точно» соответствуют заданным, но всегда имеют разброс около эталона, имеющегося в акцепторе результатов действия.

Поведение — это повторение без повторения.

Таким образом, трансформационные процессы, в которых задается конкретная структура межсистемных отношений, не могут быть точной копией предыдущих. Следует учесть и необходимость срочных реорганизаций межсистемных отношений при изменениях среды, в которых осуществляется поведение.

Модификация набора актуализированных систем определяет изменчивость субъективного мира при повторных реализациях внешне «одного и того же» действия. Изучение нейронной активности позволяет сделать закономерности актуализации отдельных элементов опыта, лежащие в основе этой изменчивости, предметом строгого количественного анализа.

14.7.9. Реконсолидация при реактивации сформированного индивидуального опыта и при научении

Еще в 1930-х гг. Ф. Бартлетт показал, что память об объекте, сформированная изначально, изменяется от тестирования к тестированию на протяжении месяцев. В связи с этим он предлагал полностью отбросить взгляды, в соответствии с которыми воспроизведение из памяти рассматривается как «повторное возбуждение неизменных “следов”». Позже было четко продемонстрировано, что и «двигательные» поведенческие акты постоянно изменяются при их повторных реализациях. Они совершенствуются в течение тысяч и даже миллионов повторений.

Извлечение материала из памяти модифицирует память.

Мы уже упоминали о том, что в настоящее время обнаружены молекулярно-биологические закономерности **реконсолидации** (повторной консолидации) памяти, лежащие в основе ее модификации после повторной актуализации. При формировании нового материала памяти необходим процесс синтеза белков, лежащий в основе процессов ее консолидации. Активация памяти, как и ее формирование, требует синтеза белка для реконсолидационных процессов. В связи с этим в последнее время предлагается связывать протеин-зависимые консолидационные процессы не с «новой», а шире — с «активной» памятью (см. также главу 6).

Один из видов реконсолидационных процессов представляет для нас особый интерес в связи с тем системным представлением о формировании нового опыта, которое было изложено выше. Мы рассмотрели формирование нового опыта как специализацию новой группы нейронов относительно вновь формируемой систе-

мы и «добавление» последней к предсуществующему содержанию индивидуального опыта. Это добавление, требующее согласования нового элемента с ранее сформированными, приводит к модификации последних.

Уже поведенческие данные, полученные в лаборатории И. П. Павлова, позволили ему прийти к заключению о том, что прибавление новых условных рефлексов сейчас же отзывается на состоянии прежних. В последнее время на основании данных, полученных в экспериментах с определением системной специализации нейронов при последовательном формировании разных поведенческих актов, также был сделан вывод об изменении ранее сформированной системы поведенческого акта после обучения следующему акту. Эта реконсолидационная модификация, претерпеваемая предсуществующей, «старой» системой при появлении связанной с ней новой системы, была названа **аккомодационной реконсолидацией**.

Учитывая сказанное, вместо традиционного представления о механизмах консолидации как о долговременном усилении синаптического проведения в дуге (дугах) рефлекса (см. главу 6) можно предложить системное описание процесса консолидации. Консолидация с этой точки зрения включает две группы неразрывно связанных процессов:

1) процессы *системной специализации*: морфологическая и функциональная модификация нейронов, связанная с их вовлечением в обеспечение вновь формируемой системы;
2) процессы *аккомодационной реконсолидации*, обусловленные включением этой системы в структуру индивидуального опыта: морфологическая и функциональная модификация нейронов, принадлежащих к ранее сформированным системам.

Процессы научения включают не только формирование новых элементов опыта, но и модификацию ранее сформированных.

Обнаруживаемые во множестве нейрофизиологических, морфологических, молекулярно-биологических и других исследований модификации нейронов, сопутствующие научению, могут быть связаны как с первой, так и со второй группой процессов. Так, например, появление активаций на условный сигнал у тех нейронов, которые до сочетания условного и безусловного сигналов отвечали только на безусловный, или увеличение уровня экспрессии «ранних» генов при обучении животного инструментальному нажатию педали лапой в зоне проекции этой лапы в первичной моторной коре, связаны, скорее всего, именно с аккомодационной реконсолидацией, а не с системной специализацией. Дифференцированный подход к этим модификациям станет существенным шагом вперед на пути к пониманию закономерностей формирования индивидуального опыта.

14.7.10. Человек и животное: системная перспектива

Ясно, что одной из главных целей изучения мозгового обеспечения формирования и реализации индивидуального опыта у животных является обнаружение таких закономерностей, которые могли бы быть использованы для понимания субъективного мира человека. Однако на традиционных путях достижения этой цели возникают методологические препятствия, поскольку предполагается, что упомянутые закономерности могут существенно меняться от животного к человеку. В связи с этим высказывается следующая точка зрения: при изучении «специфи-

чески человеческих функций», таких, например, как использование языка, данные, полученные в экспериментах с животными, не могут быть использованы.

Не отрицая специфики субъективного мира человека и понимая необходимость ее анализа, можно вместе с тем считать приведенную только что довольно распространенную точку зрения следствием методологии парадигмы реактивности. В этой парадигме, как мы уже знаем, активирование отдельных структур мозга связывается с выполнением специфических функций, таких как сенсорный анализ, генерация моторных программ, построение когнитивных карт и т. д. При этом, естественно, оказывается, что в экспериментах с животными нельзя изучать те специфические функции, для реализации которых у них просто нет соответствующих специальных структур и механизмов.

В системной психофизиологии эти препятствия устраняются. Как мы уже знаем, активность нейронов в ней связывается не с какими-либо специфическими «психическими» или «телесными» функциями, а с обеспечением систем. В системы вовлекаются клетки самой разной анатомической локализации. Эти системы различаются по уровню сложности и качеству достигаемого результата, но подчиняются общим принципам организации всех без исключения функциональных систем. Именно поэтому системные закономерности, выявленные при изучении нейронной активности у животных, могут быть применены и применяются для разработки представлений о системных механизмах формирования и использования индивидуального опыта в разнообразной деятельности человека, например в деятельности, состоящей в решении задачи категоризации слов родного и иностранного языка (см. следующий раздел), а также в решении операторских задач, в совместной игровой деятельности у детей и взрослых, в ситуации ответа испытуемых на тестовые вопросы психодиагностических методов.

Данные, полученные при изучении нейронной активности у животных, используются для понимания организации деятельности человека.

Существование наряду с общесистемными закономерностями и специфики человеческого опыта можно особенно ярко продемонстрировать, сравнив у человека и животных рассмотренные нами трансформационные процессы перехода от одного акта поведенческого континуума к другому. Заметим, что именно эти процессы приводил в пример П. К. Анохин, постулируя изоморфность системных механизмов (операциональной архитектоники систем) и различное их «заполнение» у человека и животного. Конечно, оценка результатов поведения во время переходных процессов осуществляется как животными, так и человеком. Однако состав индивидуального опыта, вовлекаемого в этот процесс, у них различен.

Животное использует в оценке результата своего поведения лишь опыт своих собственных отношений со средой или, возможно, в особых случаях — опыт особи, с которой оно непосредственно контактирует. Человек же использует опыт всего общества, опыт поколений. У человека индивидуальный опыт включает специфические элементы, являющиеся, проще говоря, трансформированными единицами общественного опыта. Использование этих трансформированных единиц означает, что, оценивая результаты своего поведения, человек как бы смотрит на себя «глазами общества», заинтересованного в его результатах, и «отчитывается» ему. Специальным инструментом трансформации и отчета выступает речь.

Наиболее адекватным психофизиологическим методом исследования субъективного мира человека, предоставляющим возможность прямого описания таксо-

номии и отношений между элементами опыта, был бы анализ динамики активности нейронов, специализированных относительно систем разного возраста. Однако по целому ряду этических и методических причин наиболее распространенным методом изучения активности мозга у человека продолжает оставаться анализ ЭЭГ, наряду с другими методами картирования мозга (см. главы 2, 21).

В системной психофизиологии были теоретически и экспериментально обоснованы положения о соответствии компонентов ЭЭГ-потенциалов разрядам нейронов и динамике системных процессов на последовательных этапах реализации поведения. Кроме того, была показана связь нейронов различной системной специализации с колебаниями ЭЭГ. Если использовать эти данные, то результаты, полученные в экспериментах на животных, могут быть использованы для понимания связи динамики ЭЭГ человека с теми системными процессами, которые эта динамика отражает. Суммарная электрическая активность головного мозга, таким образом, выступает в качестве связующего звена между исследованиями человека и животного.

14.7.11. Психика в филогенетическом развитии

Психика в системной психофизиологии рассматривается как *субъективное отражение объективного соотношения организма со средой*, а ее структура — как *система взаимосвязанных функциональных систем*. Изучение этой структуры есть изучение субъективного, психического отражения.

Когда психика появляется в эволюционном и индивидуальном развитии? Можно ли выделить в них «до-психические» периоды?

Что касается эволюционного развития, существуют разные подходы к решению проблемы. Эти подходы можно разбить на две основные группы: **панпсихизм** — представление о всеобщей одушевленности универсума, изначально ему присущей, и **эмерджентизм** — представление о том, что психическое возникло на определенной стадии развития физического, на которой физическое приобрело принципиально новые свойства. Трудность позиции эмерджентизма по сравнению с панпсихизмом состоит в том, что она требует обосновать наличие специфических свойств, «порождающих психическое». Считается, что позиция панпсихизма окажется поверженной в том случае, когда подобные свойства будут четко описаны, причем скорее в онтологическом, чем в эпистемологическом плане. Все приведенные ниже наиболее распространенные концепции имплицитно или эксплицитно основываются на эмерджентистских представлениях.

С позиций **антропопсихизма** предполагается, что психика есть только у человека. Ярким представителем антропопсихизма был Р. Декарт, полагавший, как уже говорилось выше, что животные являются живыми автоматами, а душа, освобождающая от автоматического реагирования, дана только человеку. Хотя эта точка зрения в большей мере принадлежит не современной науке, а ее истории, она и по сей день обнаруживается в литературе (при этом термин «автоматическое» заменяется, например, на «инстинктивное» реагирование).

Нейропсихисты (Ч. Дарвин, Г. Спенсер, В. Б. Швырков и др.) полагают, что психическое неразрывно связано с появлением и развитием в процессе эволюции нервной системы, что нервная система, мозг играют роль своеобразного «субъективного экрана». «До-нервный» период филогенеза оказывается, таким образом, и «до-психическим». Этому периоду присущи лишь процессы «жизнедеятельности».

Биопсихисты (В. Вундт, Я. А. Пономарев и др.) считают, что психическое присуще всему живому и что, следовательно, в филогенетическом развитии не было «допсихического» этапа, т. е. существования физиологического без психического.

Как мы обосновывали выше, в филогенезе не было и этапа «реактивности». Реактивность свойственна мертвой природе. Возникновение жизни означает возникновение активности. Живое, в отличие от неживого, отражает мир опережающе, его активность в каждый данный момент — не ответ на прошлое событие (стимул), а обеспечение будущего (результата). Таким образом, отражение ни на каком этапе филогенеза не было рефлекторным, но всегда — опережающим.

Представление о том, что живое не реагирует на стимулы, кодируя и декодируя информацию об их свойствах, а реализует функциональные системы, направленные в будущее, формируя при этом **внутреннюю субъективную модель** будущих событий — результатов, неизбежно требует признания опережающего отражения, свойственного всему живому, субъективным, психическим отражением.

Отражение — опережающее, и поэтому субъективное.

К тому же выводу можно прийти и с другой стороны, если принять: 1) что психическое характеризует системные процессы (см. 14.5); 2) что, как было только что сказано, поведение всего живого представляет собой акты, направленные на достижение тех или иных результатов; 3) что любой результат достигается за счет реализации системных процессов.

Таким образом, с точки зрения ТФС и системного решения психофизиологической проблемы наиболее последовательной представляется позиция биопсихизма. Тогда не удивительным, а вполне логичным может быть признано положение о наличии психики (понимаемой не в обыденном, а в собственно научном значении — см. определение выше) и у растений. В последнее время Тривейвсом (A. Trewaves) были представлены убедительные теоретические аргументы и доказательный экспериментальный материал, свидетельствующие в пользу наличия у растений способности к научению и формированию долговременной памяти, а также и интеллекта, понимаемого как индивидуально вариативное адаптивное приспособление к изменяющимся условиям существования. Это приспособление, отмечает автор, осуществляемое не за счет «рефлекторных ответов», а за счет направленного на достижение будущих результатов поведения.

Что касается позиций нейропсихизма, следует отметить, что появление нервной системы — действительно «революционный» момент в эволюционном развитии, но не потому, что он определяет появление психики, а потому, что он связан с принципиальным возрастанием сложности и индивидуализированности поведения.

Усложнение организмов в филогенезе не связано с изменением величины генома. Филогенетическому усложнению организмов соответствует нарастание у них числа типов клеток разной специализации. В связи с этим *революцией в эволюции* можно назвать появление нервной системы.

Появление нервной системы — это революция в эволюции.

Это изменение действительно революционно потому, что с появлением и развитием нервной системы, во-первых, принципиально возросло число существенно различающихся клеточных специализаций. Разнообразие клеточных специализаций в развитой нервной системе огромно. Во-вторых, поскольку специализация нейронов устанавливается

в отношении элементов субъективного опыта — систем, формируемых в индивидуальном развитии, в том числе — в отношении индивидуально-специфических систем, постольку *число различающихся наборов клеточных специализаций стало равно числу индивидов*.

Спектр принципиально возможных типов специализации зависит от того, к какому виду принадлежит данный индивид, и задается преспециализацией нейронов (образование первичного ассортимента), формирующихся в процессе раннего онтогенеза. Как было уже отмечено, нейроны в составе первичного ассортимента делают индивида способным к реализации целых классов соотношений со средой — «потенциальная психика» (по А. Н. Северцову). Эти классы представляют собой детерминированные особенностями первичного ассортимента диапазоны разных поведенческих возможностей, а не комплекты конкретных актов. Какой именно акт в границах возможностей данного класса будет сформирован в процессе системогенеза индивидом, определяется обстоятельствами его неповторимого индивидуального развития. Набор системных специализаций нейронов (вторичный ассортимент) у каждого индивида уникален.

Очевидность для исследователей самого разного профиля положения о принципиальном возрастании сложности и индивидуализированности поведения на «постреволюционном» этапе филогенеза делает объяснимым (но не оправданным) связывание «собственно психики» с возникновением и развитием нервной системы.

В рамках рассмотрения индивидуального развития как формирования все новых системных специализаций **онтогенез** может быть оценен *как продолжение в течение жизни индивида филогенетической линии развития, состоящей в нарастании числа типов клеточной специализации*, т. е. как продолжение филогенеза.

14.7.12. Психика в онтогенетическом развитии

С позиций разобранного нами системного решения психофизиологической проблемы следует полагать, что психическое появляется в индивидуальном развитии вместе с формированием первых функциональных систем, соотносящих организм со средой. Такие системы, как мы уже выяснили, формируются в пренатальном (внутриутробном) периоде, обеспечивая достижение плодом полезных приспособительных результатов. Отсюда следует, что *пренатальный период не является «до-психическим»*.

Формирование первичного ассортимента при созревании нервной системы определяется не только генетическими, но и эпигенетическими факторами. Увеличение длительности раннего онтогенетического этапа созревания, прогрессивное и характерное для «психически наиболее развитых» животных и человека (К. Э. Фабри), позволило, по-видимому, во все большей мере индивидуализировать процесс формирования первичного ассортимента. Степень этой индивидуализированности может рассматриваться как один из показателей межвидовых различий. За счет «переслаивания» процесса формирования преспециализаций (первичного ассортимента) с формированием специализаций (вторичного ассортимента) (по Л. А. Орбели, «переплет врожденного и приобретенного внутри нервной системы» у незрелорождающихся животных) первый из процессов стал существенно зависеть от того, каковы характеристики и конкретный набор поведенческих актов, формируемых в раннем онтогенезе данным индивидом. Тем самым особенности системных специализаций нейронов, а значит, индивидуальные

особенности и возможности взрослого, стали во все большей степени определяться особенностями его раннего онтогенеза. Логично полагать в связи с этим, что и у особей одного вида межиндивидуальные вариации длительности рассматриваемого этапа могут предопределять те или иные особенности формирования и реализации «взрослого» поведения.

14.7.13. Направления исследований в системной психофизиологии

Теоретический и методический аппарат качественного и количественного анализа системных процессов, лежащих в основе формирования и реализации индивидуального опыта в норме и его реорганизации в условиях патологии (см. следующий раздел), позволяет объединить в рамках системной психофизиологии исследования самого разного уровня: от клеточных и субклеточных механизмов формирования новых системных специализаций и межсистемных отношений; отражения истории обучения и межвидовых различий в системной организации активности нейронов; характеристик нейронных механизмов модификации и использования предсуществующих элементов опыта в рамках вновь формируемых потребностей до системной организации высоко- и низкоэффективной операторской деятельности и динамики ее усовершенствования; закономерностей формирования и реализации индивидуального опыта в деятельности, предполагающей субъектно-субъектные отношения; особенностей структуры индивидуального опыта, опосредующей валидные формы отчетной деятельности испытуемых. К актуальным для дальнейшего развития системной психофизиологии направлениям исследований, кроме уже упоминавшихся в этом и предыдущем разделах, также можно отнести исследования сознания и эмоций, генетической детерминации системной специализации нейронов, системных закономерностей категориального обучения, социальных детерминант структуры индивидуального опыта и др.

14.8. Проекция индивидуального опыта на структуры мозга в норме и патологии

Из всего сказанного ранее следует, что с позиций системной психофизиологии проблема «локализации психических функций» должна быть переформулирована как проблема *проекции индивидуального опыта на структуры мозга*.

14.8.1. Зависимость проекции индивидуального опыта от особенностей индивидуального развития

Яркие данные в пользу зависимости корковых проекций от особенностей ранних этапов индивидуального развития были получены Спинелли (D. N. Spinelli), который обнаружил, что обучение котят оборонительным движениям передней лапы приводит к увеличению, по сравнению с контролем, количества нейронов, имеющих рецептивные поля на этой лапе. Область ее представительства в соматосенсорной коре существенно расширяется. Позднее было обнаружено, что обусловленное обучением формирование рецептивных полей нейронов с характеристиками, соответствующими свойствам распознаваемых объектов, имеет место

и у взрослых кошек. В настоящее время не вызывает сомнений, что рецептивные поля и «корковые карты» могут модифицироваться в течение всей жизни, хотя объем этих модификаций в раннем возрасте может быть большим. Так, показано, что представительство пальцев левой руки у музыкантов, играющих на струнных инструментах, расширено (по сравнению с контролем) тем сильнее, чем в более раннем возрасте началось обучение игре на музыкальных инструментах.

Проекция опыта на структуры мозга может меняться в течение всей жизни.

Ранее мы уже отмечали, что с точки зрения ТФС при тестировании рецептивных полей нейронов выявляется их вовлечение в обеспечение систем тех или иных поведенческих актов (см. 14.4). В связи с этим представленные только что данные можно рассматривать как указание на то, что проекция индивидуального опыта на структуры мозга животных и человека изменяется в процессах системогенеза на всех стадиях индивидуального развития и зависит от особенностей последнего.

14.8.2. Паттерны системной специализации нейронов разных структур мозга

Для того чтобы получить данные, непосредственно характеризующие проекцию тех или иных элементов опыта на структуры мозга, необходимо сопоставить паттерны системной специализации нейронов этих структур. Под **паттерном системной специализации нейронов** данной области мозга понимается конкретный состав систем, по отношению к которым специализированы нейроны данной структуры, и количественное соотношение нейронов, принадлежащих к разным системам.

Сопоставление паттернов специализации нейронов лимбической и моторной коры кролика на последовательных стадиях обучения инструментальному поведению (нажатию на педаль для получения пищи в автоматически предъявляемой кормушке) показало, что паттерны изменяются, причем в разной степени в сравниваемых областях коры. Изменение происходит за счет появления после обучения (например, нажатию на педаль) новой группы активных нейронов, специфически связанных с этим актом. Подобных клеток в лимбической коре появляется достоверно больше, чем в моторной. Поэтому результирующие паттерны специализации нейронов этих структур кардинально различаются. Хотя нейроны одной специализации есть в разных структурах, но эти структуры различаются по соотношению специализаций: в лимбической коре, как и в гиппокампе (рис. 14.4, А), значительно больше нейронов новых специализаций, чем в моторной коре.

Эксперименты, в которых анализировалась системная специализация нейронов многих центральных и периферических структур мозга, показали, что в целом нейроны новых специализаций максимально представлены в коре мозга (хотя, как это было только что показано, отдельные ее области могут сильно различаться по этому параметру) и в меньшей степени или совсем отсутствуют в ряде филогенетически древних и периферических структур. Нейроны же более «старых» специализаций в значительном количестве представлены как в корковых, так и в других структурах. Можно полагать, что специфика проекции на структуры мозга зависит от специфических свойств составляющих их нейронов, от их метаболиче-

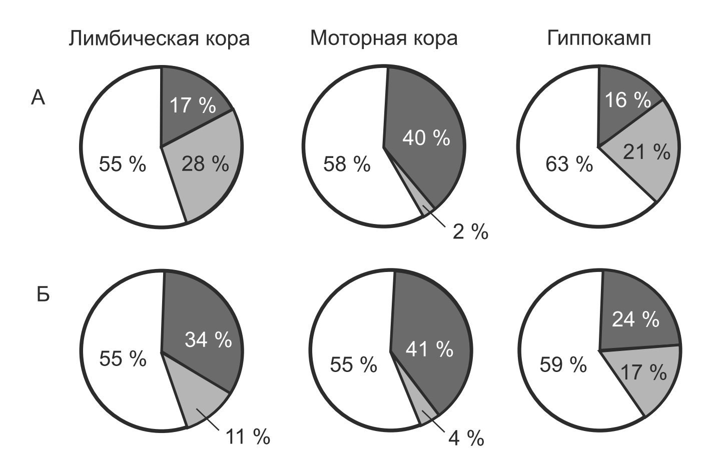


Рис. 14.4. Паттерны системной специализации нейронов разных структур мозга

Относительное количество активных нейронов, принадлежащих к новым системам, сформированным при обучении кроликов в экспериментальной клетке (светло-серый сектор); нейронов, принадлежащих к более «старым» системам, сформированным на предыдущих этапах индивидуального развития (темно-серый сектор), и нейронов с неустановленной специализацией, т. е. не дающих постоянных активаций в связи с тем или иным этапом исследуемого поведения (белый сектор) в лимбической, антеролатеральной моторной областях коры и в гиппокампе в контроле (А) и после острого введения алкоголя (Б; этанол, 1 г/кг веса тела)

ских «потребностей» (см. 14.3). Эти свойства определяют вовлечение нейронов данной структуры в формирование данной системы.

14.8.3. Изменение проекции индивидуального опыта от животного к человеку

В качестве основного критерия эволюционных преобразований мозга рассматривается развитие его коры. Как изменяется проекция опыта на корковые структуры в процессе исторического развития от животного к человеку? В филогенезе нарастают прямые связи между периферическими, спинномозговыми элементами и корой, что связывается с увеличением выраженности эффектов ее повреждения в эволюционном ряду. Это позволяет говорить о «прогрессивной кортикализации функций». С позиций ТФС кортикализация была интерпретирована в терминах системной специализации нейронов как увеличение в первичных проекционных областях коры пропорции нейронов, принадлежащих к более старым системам. Таким образом, паттерн специализации «одной и той же» области мозга, а следовательно, и ее роль в обеспечении поведения изменяются в филогенезе.

Параллельно с упомянутой модификацией первичных областей происходит бурное развитие вторичных и третичных («гностических», «специфически человеческих») областей коры мозга; при этом относительные размеры первичных областей уменьшаются. За счет этого развития увеличивается представленность в коре нейронов, принадлежащих к системам нового, наиболее сложного индивидуально специфичного поведения, которое у человека включает использование трансформированных единиц общественного опыта (см. 14.7).

14.8.4. Изменение проекции индивидуального опыта в условиях патологии

Проекция опыта на структуры мозга может изменяться не только при нормальном ходе индивидуального развития. Повреждающие воздействия, такие, например, как перерезка нервов или ампутация пальцев, заставляющие перестроить поведение, также приводят к модификации рецептивных полей и соответствующим изменениям «корковых карт». У бинокулярно депривированных после рождения животных и у слепых людей зрительное представительство уменьшается по сравнению с нормой, в то время как тактильное и слуховое — увеличивается.

Патологические процессы — не хаос и дезорганизация, а форма приспособительной активности.

Сказанное ранее свидетельствует в пользу того, что для полного понимания развития психики, ее внутренней структуры и нейрональных основ необходимо учитывать материал патологии. В противном случае останутся вне проблемного поля те «законные вариации нормальных процессов», которые традиционно относятся к патологии и акцентирование внимания на специфике которых, в сравнении с «нормой», обусловлено потребностями практики. В действительности же эти процессы являются не хаосом, дезорганизацией, нарушением функций, «ненормальностью» или чем-то в этом роде, а, как справедливо отмечал И. В. Давыдовский, выработанной в эволюции формой приспособления индивида, которая оказывается хотя и «новым порядком движений и вещей», но при этом принципиально тождественной нормальным формам. Выше мы уже говорили о сходстве системогенетических процессов, лежащих в основе формирования новых путей достижения положительных результатов при научении в норме и при восстановлении утраченных или поврежденных функций в патологии.

Первый систематический анализ амнезий, который позволил сформулировать представления об организации памяти, основанные на данных о ее повреждении, был проведен в XIX в. французским философом и психологом Рибо (T. Ribot). Затем эта линия исследований была продолжена многими авторами. Клинический материал, демонстрирующий различие характера амнезий после поражения разных структур мозга, который был интерпретирован в терминах реализации этими структурами специфических функций, лег в основу современных представлений о множественности «систем памяти» (см. 6.4). Наиболее признанной их классификацией является предложенное Сквайром (L. R. Squire) деление на две большие группы: *декларативная память* (относящаяся к тому материалу, о котором субъект может сообщить, дать отчет) и *недекларативная память* (характеризующая неосознаваемый материал). Предполагается, что разные «системы памяти» могут лежать в основе разного поведения.

Трудно дать однозначную трактовку в терминах системной психофизиологии всей совокупности материала, накопленного в рамках этого направления, в связи с его разнородностью, а также в связи с тем, что при локальных поражениях мозга можно локализовать симптом, а не функцию, и, наконец, в связи с тем, что повреждение мозга означает не просто изъятие его части, а реорганизацию проекции опыта на интактные области. Так, например, после двухстороннего разрушения зрительной области коры паттерн специализации нейронов моторной коры изменяется: доля нейронов, специализированных относительно новых систем, увеличивается.

Однако в самом общем виде этот материал можно оценить следующим образом. Как мы уже знаем, системные процессы, лежащие в основе поведенческого акта, имеют общемозговой характер. В обеспечение поведенческого акта вовлекается множество систем разного «возраста». Симптомы, дающие основание говорить о повреждении той или иной «системы памяти», появляются при воздействии на данное множество. С этих позиций кажется адекватной точка зрения, в соответствии с которой считается правилом вовлечение в обеспечение задачи разных «систем памяти»; они обладают общим свойством (направленностью на результат) и различаются по времени их появления в онто- и филогенезе. Тогда различие характера амнезий может быть связано с тем, какие именно представители данного множества поражены в наибольшей степени, а следовательно, какие именно нарушения формирования и реализации этой целостной организации выходят на первый план: использование трансформированных единиц общественного опыта в оценке результатов своего поведения («отчет обществу»), формирование новых системных специализаций, реорганизация отношений между элементами опыта и т. д.

14.8.5. Психофизиологическое основание закона Рибо

Особое значение для рассмотрения изменений проекции опыта в патологии имеет **закон разложения Рибо**. Он выделял «элементы» психики «с точки зрения последовательных фаз ее происхождения» и в соответствии с этим в качестве механизмов патологических состояний рассматривал изменения, при которых *в первую очередь модифицируются уровни, возникшие последними*. Анализ модификации активности нейронов, лежащей в основе вызванных острым введением алкоголя нарушений поведения животных, выявил уменьшение количества активных в поведении клеток. Паттерн специализации нейронов изменяется (в лимбических структурах, но не в моторной коре) следующим образом: доля активных нейронов, принадлежащих к новым системам, уменьшается за счет избирательного подавления активности этих нейронов, в особенности клеток, лежащих в верхних (II–IV) слоях коры (см. рис. 14.4, ср. А и Б). Интересно отметить, что эти слои филогенетически более молодые, чем нижние, и их развитие в эволюции связывается с усложнением психической деятельности.

Новые элементы опыта имеют повышенную чувствительность к повреждающим воздействиям.

Та же закономерность обнаруживается при исследовании человека. Анализ эффектов острого введения алкоголя на ЭЭГ-потенциалы, сопровождающие действия, в которых требовалось использовать знания, приобретенные на ранних и более поздних этапах индивидуального развития (при освоении родного и иностранного языков соответственно), показало достоверно более выраженное угнетающее влияние в задаче категоризации слов иностранного языка. Рассмотренные данные об избирательном влиянии алкоголя на нейроны, принадлежащие к более новым системам, позволяют считать, что в основе дифференцированного эффекта алкоголя на элементы индивидуального опыта разного возраста у человека лежит более выраженное действие алкоголя на те нейроны, которые обеспечивают актуализацию сравнительно нового опыта, усвоенного испытуемыми на более поздних стадиях индивидуального развития.

В случае острого влияния алкоголя мы имеем дело с обратимым изменением проекции индивидуального опыта. В результате же хронической алкоголизации, как и в ситуации с локальным поражением мозга, модификации оказываются стойкими. Основной мишенью повреждающего действия хронической алкоголизации являются именно нейроны новых систем, локализующиеся в тех слоях и областях мозга, которые наиболее чувствительны к острому введению алкоголя. Именно за счет этих клеток уменьшается число корковых нейронов (они гибнут) и изменяется паттерн специализации. Так, например, в лимбической коре количественное соотношение нейронов «новых» и «старых» систем становится обратным по сравнению со здоровыми животными: нейроны, принадлежащие «старым» системам, которых в норме значительно меньше, чем нейронов «новых» систем, становятся преобладающими.

Можно полагать, что повышенная чувствительность нейронов новых систем, являясь *психофизиологическим основанием закона Рибо*, определяет описываемую им феноменологию.

14.8.6. Значение материала патологии для изучения системной организации поведения

Таким образом, *проекция индивидуального опыта* на структуры мозга *изменяется в филогенезе*, *определяется историей обучения* в процессе индивидуального развития и *модифицируется при патологических воздействиях*. Как в нормальной, так и в патологической ситуациях текущее поведение определяется реализацией элементов опыта, сформированных на последовательных этапах развития. Изменение «порядка» в последнем случае выражается в модифицированных, по сравнению с нормой, характеристиках исторически детерминированной системной организации. Это изменение представляет для нас особый интерес. Конечно, патологическое воздействие на новые системы не означает их простого «вычитания», «негатива развития», так же как локальное поражение мозговой структуры не означает простого «вычитания» ее из общемозговой организации (см. выше). Но как исследование симптомов локального поражения структур в нейропсихологии оказывается эффективным путем разработки представлений о мозговых основах психической деятельности человека, так и возможность избирательного воздействия на системы определенных уровней предоставляет уникальный материал, позволяющий судить о роли этих уровней в системной организации поведения и о ее «законных вариациях».

14.9. Требования к методологии системного анализа в психологии и системная психофизиология

В заключение рассмотрим, насколько положения ТФС и развитой на ее основе системной психофизиологии отвечают требованиям, которые предъявляются к методологии системного анализа в психологии.

Утверждается, что системное исследование с необходимостью включает генетический анализ, определяет неразрывную связь структуры и эволюции, функ-

ционирования и развития. Существование систем состоит в их развитии, без которого не может быть понята ни их целостность, формирующаяся и разрушающаяся в ходе развития, ни дифференцированность. В исследовании, направленном на воссоздание теоретической картины объекта, требуется рассмотреть структуру как продукт истории и как предпосылку дальнейшего развития.

Для системных разработок в психологии также считается необходимым рассматривать психику как систему иерархически организованных уровней, а психические явления — как многоуровневые. При этом уровневая организация определяется как продукт истории. Принцип иерархии относят к числу основных принципов системного подхода и оценивают как необходимый компонент психологических исследований, игнорирование которого ведет к упрощенным трактовкам «строения» психики. Наличие множества разноуровневых систем определяет тот факт, что к числу важнейших задач системного анализа в психологии принадлежит установление зависимостей одной системы по отношению к другой, т. е. межсистемных отношений.

Первостепенное значение в раскрытии причинных связей в поведении придается выделению системообразующего фактора. Утверждается, что именно системообразующий фактор определяет особенности психического отражения предмета, характер деятельности, а также уровень и динамику ее регуляции. Наряду с этим специально подчеркивается неадекватность линейного детерминизма типа «стимул — реакция» при установлении упомянутых причинных связей. Трактовка человека как субъекта противостоит пониманию его как пассивного существа, реагирующего на стимулы, и его системный анализ требует раскрытия механизмов целевой, а не «стимульной» детерминации деятельности, которая есть не реакция и не совокупность реакций, а система.

Подводя итог, можно сформулировать требования к методологии системного анализа в психологии. К ним относятся:

- выделение системообразующего фактора и замена линейной схемы «стимул — реакция» на представление о целевой детерминации;
- учет развития в его единстве с функционированием;
- анализ исторически детерминированной уровневой организации систем;
- изучение межсистемных связей или отношений.

Сопоставление изложенных в настоящей главе положений ТФС и системной психофизиологии с этими требованиями обнаруживает их очевидное соответствие.

Дополнительная литература

Александров Ю. И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989.

Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975.

Бернштейн Н. А. Физиология движений и активность. М.: Наука, 1990.

Бунге М. Причинность. Место принципа причинности в современной науке. М.: Изд-во иностранной литературы, 1962.

Гибсон Дж. Экологический подход к зрительному восприятию. М.: Прогресс, 1988.

Дубровский Д. И. Информация. Сознание. Мозг. М.: Высшая школа, 1980.

Лурия А. Р. Основы нейропсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1973.

Матурана У. Р., Варела Ф. Х. Древо познания. Биологические корни человеческого понимания. М.: Прогресс-Традиция, 2001.

Роуз С. Устройство памяти. От молекул к сознанию. М.: Мир, 1995.

Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978.

Швырков В. Б. Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики. М.: Институт психологии РАН, 1995.

Глава 15
ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ НАУЧЕНИЯ

15.1. Психологические и биологические теории научения

Совершенно очевидно, что закономерности научения изучались задолго до появления современной науки. Необходимость успешно передавать свой опыт следующим поколениям заставляла эмпирически совершенствовать процедуру обучения. Именно поэтому к моменту начала экспериментальных исследований этой проблемы в психологии, этологии и затем нейробиологии уже существовали определенные обыденные представления о том, как и чему следует учить. Эти представления оказали сильное влияние на исходные теоретические подходы к научению. Так, в экспериментальной психологии исследователи пытались выделить и описать процесс *обучения* в чистом виде, понимая его как внешнюю манипуляцию опытом и поведением индивида, в отличие от таких внутренне детерминированных процессов, как *созревание* и *утомление*. В соответствии с таким подходом обычно исследовались процессы выработки различных форм условных рефлексов, в основе которых, как предполагалось, лежат разные типы временных связей стимулов и реакций. Сами же реакции, т. е. акты поведения, считались чем-то заранее данным и неизменным. С этих позиций, представленных в психологии бихевиористами и необихевиористами, индивидуальный опыт рассматривался как состоящий из врожденных реакций и разнообразных ассоциаций этих реакций со стимулами внешней среды.

> Необходимость успешно передавать свой опыт следующим поколениям заставляла эмпирически совершенствовать процедуру обучения.

С точки зрения гештальт-психологии предполагалось, что в обучении формируются когнитивные поля, которые понимались как некие динамические структуры. Дальнейшее развитие эти представления получили в когнитивной психологии, рассматривавшей научение как «формирование ментальных моделей окружающего мира, объектов их взаимоотношений, возможных операций с ними и их последствий» [Александров, Максимова, 1999, с. 207].

В биологии в связи с представлением о более простых формах психики животных по сравнению с психикой человека исследование научения проводилось, как правило, с последовательно бихевиористских позиций. Так, в этологии при исследовании научения рассматривались проблемы распознавания стимулов, а также организации эффекторной активности и внутреннего контроля. Особое внимание уделялось специфической форме научения — **импринтингу**, в которой наиболее ярко выявились такие характеристики процесса научения, как *сенситивный период* и *видовая селективность*.

Признавая необходимость научения в формировании таких форм естественного поведения, как добывание пищи, оборонительное поведение, ориентация в пространстве, социальное и репродуктивное поведение, в лабораторных условиях этологи использовали в основном модели сравнительно простых форм обучения: привыкания и сенситизации (ослабления и соответственно усиления реакции при многократных последовательных предъявлениях стимула), классического обусловливания и обучения методом проб и ошибок (т. е. формирования связи между стимулами или между стимулом и реакцией). Для более сложных форм научения (например, формирования ориентации в лабиринте) Дж. Гулдом был предложен термин **когнитивное обучение через пробы и ошибки**.

Экологический подход к обучению акцентирует внимание на научении как реорганизации **индивидуального опыта.**

Поведенческие исследования выработки разнообразных форм ассоциаций (связи стимулов между собой или с реакциями) и дифференцировок (различения пар стимулов) привели к признанию существования биологических ограничений на формирование ассоциаций. Эти ограничения выражались в невозможности выработать определенные рефлексы у одних видов при сравнительно легком формировании подобных рефлексов у других, а также в разной сложности ассоциирования стимулов различных модальностей с конкретной реакцией. Эти данные были восприняты некоторыми учеными как свидетельствующие о невозможности создания общей теории обучения. В качестве выхода из данной ситуации был предложен экологический подход к обучению, акцентирующий внимание на научении как реорганизации *индивидуального опыта*. В рамках данного подхода были поставлены следующие, новые для биологии обучения, вопросы:

- каковы необходимые и достаточные условия для формирования конкретного поведения;
- как разные элементы опыта взаимодействуют при формировании нового поведения;
- как взаимодействует развитие одного поведения с развитием другого.

В ряде исследований научения у животных была продемонстрирована возможность формирования поведения, которое нельзя считать врожденным. Так, Л. В. Крушинский показал возможность формирования экстраполяции движения объекта у собак (закрывая ширмой часть пути миски с пищей), а К. Прайор обучила дельфинов «творчеству». В ее экспериментах дельфины научились совершать разнообразные экзотические, т. е. отличные от всех наблюдавшихся ранее, движения тела при условии подкрепления только новых движений.

Возможность эффективного использования предшествующего опыта — это научение обучению.

В исследованиях закономерностей последовательного формирования поведенческих актов обнаружили явление переноса навыка, выражающееся во влиянии предшествующего опыта на формирование нового. В зависимости от условий это влияние может быть как позитивным, так и негативным, т. е. наличие прошлого опыта может способствовать или препятствовать приобретению нового. Возможность эффективного использования предшествующего опыта при решении новых задач особенно ярко проявляется в научении способам решения задач или, как его назвал Г. Харлоу, — *научении обучению*. Резкое увеличение скорости решения в ряду однотипных задач было обнаружено Г. Харлоу не только у человека, но и у животных.

Таким образом, в современных теоретических представлениях о научении оно рассматривается прежде всего как процесс приобретения нового опыта поведения и соответствующих ему внутренних структур, носящих в рамках когнитивной психологии название **ментальных репрезентаций**.

15.2. Подход к научению как процессу

Повышенное внимание к анализу научения как процесса происходит из обыденной задачи научить, передать опыт. Эта процессуальная сторона научения подчеркивается в его определениях как в биологии, так и в психологии. Она же является основой нейробиологического понимания **пластичности** нейрональной активности в качестве механизма научения. Под пластичностью обычно понимают способность нервных клеток менять свою активность в ряду сочетаний стимула и подкрепления.

В экспериментальной психологии и биологии был разработан ряд модельных ситуаций, воспроизводящих основные типы ситуаций реального научения. Среди них можно выделить ряд наиболее общих типов моделей: классическое обусловливание (формирование связи стимулов между собой), оперантное обусловливание (формирование связи стимула с реакцией), выработка дифференцировок, обучение в лабиринтах, разрешение проблемной ситуации, а также специфически человеческие формы вербального научения, научения путем инструктирования и научения по примеру.

Исследование процессуальной стороны научения в психологии наиболее ярко проявилось в построении кривых обучения решению разных типов задач. Как правило, это зависимости эффективности решения задачи (оцениваемой через объем воспроизводимого по памяти материала либо через количество правильных ответов или, наоборот, через количество ошибок) от количества повторений экспериментальной ситуации. Подобный анализ позволил выявить фазы, во время которых протекает научение, и описать динамику научения с помощью математических уравнений. В ряде случаев на кривых обучения наблюдались участки **плато**, т. е. периоды, когда улучшения поведения по формальным показателям не происходило.

Наличие подобных участков позволило высказать предположения об изменении стратегий научения в ходе этого процесса.

Для всех тех форм научения, которые исследовались с помощью построения кривых обучения, характерно плавное улучшение выполнения задачи. В то же время в тех моделях обучения, в основе которых лежит создание **проблемной ситуации** (например, научение в проблемной клетке), было обнаружено явление резкого, скачкообразного изменения хода кривой научения, соответствовавшего нахождению решения задачи с последующим успешным повторением найденного решения. Это явление получило название **инсайта**, или озарения.

Инсайт наблюдается в более сложных формах научения по сравнению с условными рефлексами и дифференцировками. Решение задач, требующих подобных форм научения, происходит путем проб и ошибок. Предполагается, что инсайт возникает тогда, когда организм способен прогнозировать результат пробы, в противном случае научение протекает плавно.

Исследование научения как процесса, таким образом, позволило выявить два принципиально разных типа научения: *плавное* научение и *скачкообразное* научение. К последнему можно отнести инсайт и импринтинг. Эта разница может быть связана с разной реорганизацией опыта в этих ситуациях, однако ответить на вопрос, какой именно, можно, лишь выяснив, какие именно элементы опыта участвуют и формируются в данных формах научения.

15.3. Представление о нейрофизиологических механизмах научения

С появлением методов регистрации активности мозга и особенно активности нервных клеток проблема научения стала интенсивно исследоваться в нейробиологии. В силу того что эти экспериментальные исследования проводились на животных и из-за трудностей регистрации нейрональной активности в свободном поведении, основное внимание нейрофизиологов было сосредоточено на исследовании самых простых форм обучения, таких как привыкание, выработка рефлексов и дифференцировок. Находясь под сильным теоретическим влиянием бихевиоризма, нейрофизиологи ограничивались изучением форм нейрональной пластичности как основы формирования связей при подобных формах научения.

В рамках данного направления много сил было потрачено на поиск места локализации следа памяти (или энграммы), который, как предполагалось, фиксирует образовавшуюся при научении временную связь. Однако анализ динамики активности отдельных нейронов в ряду сочетаний стимуляции и подкрепления показал, что изменения импульсации нейронов происходят практически одновременно во многих отделах мозга, причем изменения в специфических анализаторных и моторных областях могут наблюдаться позже, чем в ассоциативных, таких, например, как гиппокамп. Таким образом, было показано, что в научении задействованы многие структуры мозга, а не только специфические сенсорные, моторные и связывающие их ассоциативные структуры, как следовало из классических представлений о замыкании временных связей. Это вовлечение в процесс обучения многих структур привело к формированию представления об обучающихся нервных сетях.

В связи со спецификой нервной ткани, выражающейся в наличии у нервных клеток очень длинных отростков, способных проводить электрические импульсы, и с представлением о потоках информации внутри мозга ключевым механизмом пластичности нейронов, по мнению авторов, является изменение эффективности синаптической передачи, т. е. изменения этих информационных потоков. Именно поэтому большинство исследований механизмов научения на субклеточном уровне заключалось в изучении закономерностей функционирования синапсов. Этот подход привел к обнаружению долговременной посттетанической потенциации. Она выражается в длительном (до недель) повышении амплитуды и крутизны нарастания вызванных электростимуляцией потенциалов в конкретной структуре мозга после высокочастотной тетанической стимуляции через те же стимулирующие электроды. Такая форма изменения функционирования клеточных контактов связывется авторами с повышением синаптической эффективности и рассматривается как соответствующая сформулированным Д. О. Хеббом принципам

синаптической пластичности, способной обеспечить длительное сохранение результатов научения.

В силу особенностей уже упоминавшейся бихевиористской позиции нейрофизиологи исследовали научение как процесс дифференцировки и запоминания значимых стимулов среды. Для теоретического описания этого процесса были предложены разнообразные инструктивные теории, описывавшие фиксацию нервной системой навязываемых средой закономерностей.

Чисто инструктивные представления о научении, для которых характерно признание полной зависимости научения от закономерностей внешней среды, встречаются довольно редко. В основном на подобных позициях стоят исследователи, пытающиеся смоделировать работу нейронных сетей. Их модели в соответствии с разными сочетаниями стимулов («условных» и «безусловных») демонстрируют определенную динамику состояний, которая и понимается как механизм обучения в нейронной сети. Однако, как было отмечено еще на заре исследований научения, в зависимости от мотивации, степени готовности и прошлого опыта научение может происходить по-разному.

Большой популярностью среди нейрофизиологов пользуются инструктивно-селекционные теории. В соответствии с одной из таких теорий, предложенной Дж. Экклсом, обучение происходит в нейрональной сети за счет изменения эффективности отдельных синаптических контактов, выбор которых производится за счет инструктирующего возбуждения других синапсов. Эта теория учитывает влияние мотивации и состояния готовности, описывая их как модулирующее возбуждение определенных входов нейрона. Однако инструктивным теориям присущ ряд недостатков, не позволяющих использовать их для описания сложных форм научения (см. главу 14).

15.4. Специфика психофизиологического рассмотрения научения

Психофизиология, в отличие от нейрофизиологии, принимает в расчет субъективное содержание объективных процессов и, более того, изучает, как субъективное соотносится с физиологическим, т. е. процессами жизнедеятельности. В соответствии с решением психофизиологической проблемы в рамках системной психофизиологии (см. главу 14) психическое связано с протеканием системных процессов организации активности мозга в поведении. С этих позиций отнюдь не все исследования научения в нейрофизиологии можно назвать психофизиологическими, а лишь те, которые проводятся на бодрствующем животном или человеке и исследуют изменения нейрональной активности в связи с изменением поведения. В соответствии с этим подходом собственно психофизиологическими теориями научения можно считать лишь те теории, которые рассматривают формы и динамику организации мозговой активности в процессе научения. Как правило, такие теории оперируют понятиями нейронных сетей, или **ансамблей**, понимая последние как набор совместно активирующихся клеток. Как отмечается ведущими учеными в этой области, «понимание функционирования таких ансамблей может потребовать дополнительных теоретических и эксперименталь-

ных приемов по сравнению с теми, которые требуются для изучения более простых типов нервной организации» (Y. Dudai et al., 1987, p. 399).

Таким образом, **научение** с позиций психофизиологии может быть определено как формирование пространственно-временной организации активности мозга, обеспечивающей выполнение приобретаемого в процессе обучения нового поведения и соответствующей новому состоянию субъекта поведения. При таком определении становится очевидным отличие психофизиологического подхода к научению от подходов, характерных для психологии и биологии.

Психофизиологическая теория научения должна описывать взаимодействие организма и среды в процессе научения и отражение этого взаимодействия и его результатов в изменениях организации мозговой активности.

Психофизиологическая теория научения должна описывать взаимодействие организма и среды в процессе научения и отражение этого взаимодействия и его результатов в изменениях организации мозговой активности. В соответствии с различными представлениями о движущих силах научения все **психофизиологические теории** могут быть разделены на три типа: *инструктивные*, *инструктивно-селективные* и *селективные*.

В отличие от упомянутых ранее инструктивных теорий, предполагающих изменение функций нейрона за счет изменения состояния синаптических контактов, селективные теории научения исходят из существования заложенного в процессе созревания разнообразия нейронных интеграций и выбора необходимой интеграции в результате проб во время обучения. Появление этих теорий, получивших распространение сравнительно недавно, связано как с обнаружением врожденных предрасположенностей к овладению определенным опытом, так и со стремлением подойти к научению с общебиологических позиций (как к эволюционному процессу). Подобный подход широко использует знания об организации работы иммунной системы в качестве аналогии для рассмотрения процессов формирования нейронных систем, которые обеспечивают реализацию приобретаемого в обучении поведения (см. главу 14).

Существуют нейроны, специфически активирующиеся при предъявлении конкретных лиц или определенных черт лица.

В силу ряда обстоятельств (таких, как доминирование рефлекторных представлений о работе мозга, технические сложности длительной регистрации нейрональной активности у свободно подвижных животных и др.), основной экспериментальный материал для построения психофизиологической теории научения был получен в экспериментах, в которых научение не было непосредственным предметом изучения. Так, на основе исследования способности животных к экстраполяции Л. В. Крушинский предположил наличие *резерва нейронов*, обеспечивающих фиксацию нового опыта. В экспериментах, посвященных исследованию нейрональных основ зрительного восприятия, было обнаружено существование нейронов, специфически активировавшихся при предъявлении конкретных лиц или определенных черт лица. Дополнительный анализ, проведенный авторами, позволил утверждать, что эти клетки отвечают представлению о гностических нейронах. Этот термин был гипотетически введен Ю. Конорски в его теории инструментального обучения для обозначения клеток, отвечающих «отдельным восприятиям» и фиксирующих элементы опыта. Нейроны, специфически активировавшиеся при предъявлении конкретных слов, были обнаружены в экспериментах на человеке.

В других экспериментах, направленных на изучение нейронных механизмов поведения, были обнаружены нейроны, специфически активировавшиеся при осуществлении отдельных поведенческих актов или нахождении животного в определенном месте экспериментальной клетки. Последние были названы **нейронами «места»**, и на основе мультиклеточной регистрации активности таких клеток у крыс при обследовании новой территории было показано, что они рекрутируются из нейронов, «молчавших», т. е. не дававших спайковых разрядов при регистрации, до помещения животного в новую ситуацию. Утверждение о специализации «молчащих» нейронов в процессе формирования инструментального пищедобывательного поведения кроликов было также высказано на основе сравнения наборов поведенческих специализаций нейронов до и после формирования новых поведенческих актов. На основе сравнения среднего количества активных нейронов при одном прохождении микроэлектрода через всю толщу лимбической коры кролика во время выполнения пищедобывательного поведения до и после доучивания было показано увеличение количества активных нейронов после доучивания. Эти результаты подтвердили высказанное Л. В. Крушинским и позднее В. Б. Швырковым предположение о наличии резерва клеток, обеспечивающего усвоение нового опыта, и стали свидетельством в пользу селективных теорий научения.

15.5. Системная психофизиология научения. Проблема элементов индивидуального опыта

Как уже отмечалось ранее, в силу того что психическое связано с системными процессами организации активности целого мозга, появление в репертуаре индивида нового поведенческого акта и соответствующего ему психического состояния связано с реорганизацией всей мозговой активности. В то же время многие теории, объясняющие реорганизацию мозговой активности в процессе научения, оперируют понятиями локальных нейронных ансамблей, ограниченных одной или несколькими структурами головного мозга, и по этому параметру являются скорее физиологическими, чем психофизиологическими.

На наш взгляд, наилучшим образом соответствует критериям психофизиологической теории научения подход с позиции на основе теории функциональных систем, предложенной П. К. Анохиным, которая развита в работах В. Б. Швыркова и его коллег. В соответствии с теорией функциональных систем (см. главу 14) любой поведенческий акт реализуется системой кооперативно действующих элементов организма разной морфологической принадлежности. Эта система организуется моделью будущего соотношения организма и среды (результата поведенческого акта). Появление такой функциональной системы в опыте индивида и соответствующего поведенческого акта в его поведенческом репертуаре является следствием научения и происходит в результате процессов системогенеза, имеющих место как на ранних этапах онтогенеза, так и у взрослого (см. главу 14).

Подход с позиции теории функциональных систем позволяет по-новому поставить и решить проблему **единицы индивидуального опыта** (понимая под ней некоторое хранящееся в памяти и воспроизводимое целостное состояние субъекта), которая приобретается в результате одного акта научения. Дело в том, что эта проблема привлекала внимание исследователей только на заре исследований, когда методы экспериментирования ограничивались наблюдением и поведенче-

скими экспериментами. Позже все силы были направлены на описание процесса научения, а проблема элементов, **единиц субъективного опыта** была отдана на откуп интуитивным представлениям конкретного ученого. В тех же исследованиях, которые были посвящены строению памяти и не могли обойти данную проблему, в качестве элемента обычно выступали единичные стимулы среды и конкретные движения, а для человека — еще и семантические единицы. Из таких элементов строилась *гипотетическая матрица связей* (ассоциаций), которая и должна была объяснить извлечение из памяти и использование конкретного опыта в определенной ситуации. На наш взгляд, слабым местом этих элементов с позиции психофизиологии является их умозрительное выделение внешним наблюдателем и несоответствие целостным пространственно-временным организациям активности мозга, которые только и могут быть соотнесены с состояниями субъекта.

В то же время функциональная система поведенческого акта, реализующаяся одновременно с множеством систем, которые сформированы на предыдущих этапах онто- и филогенеза, является конкретной формой системных процессов организации активности мозга и поэтому может быть сопоставлена с конкретным состоянием субъекта как единицей субъективного опыта. Одновременно она является внутренним эквивалентом поведенческого акта, который выступает в качестве единицы реального поведения. В связи с этим вполне оправданным кажется предположение В. Б. Швыркова о том, что функциональная система поведенческого акта — элемент субъективного опыта.

Одно из центральных положений теории функциональных систем — представление о существовании множества уровней функциональных систем. Даже биохимическую организацию сокращения отдельного мышечного волокна П. К. Анохин рассматривал как функциональную систему. По-видимому, такая система не является элементом субъективного опыта. Это противоречие было разрешено В. Б. Швырковым с системно-эволюционных позиций через рассмотрение филогенетической истории организма. Те функциональные системы, которые выступают в качестве подчиненных по отношению к являющейся элементом субъективного опыта функциональной системе поведенческого акта, были названы им **прасистемами** [Швырков, 1995], что обозначает их соответствие целостным системам поведенческих актов, но у филогенетических предков рассматриваемого индивида. Так, к примеру, будучи автоматизированным у человека, акт дыхания выступает в качестве целостного поведенческого акта у моллюска.

15.6. Фиксация этапов обучения в виде элементов опыта

Обозначив принципиальный подход к выделению элементов субъективного опыта, теория функциональных систем легла в основу экспериментов по изучению субъективного дробления поведения и исследования нейрофизиологических проявлений приобретения нового опыта. Необходимость такого рода исследований была связана с присущей любому исследователю произвольностью выделения отдельных актов поведения при внешнем наблюдении. В этой ситуации в силу непрерывности поведенческого континуума определение моментов смены поведенческих актов и, соответственно, достижения их результатов полностью зависит от представлений экспериментатора об организации поведения. Для устранения

этого субъективизма было необходимо исследовать организацию активности мозга в поведении и выделить специфические параметры этой активности, соответствующие этапам смены и реализации функциональных систем.

В связи с имевшимися в литературе данными о специфической связи активности отдельных нейронов с движениями, целью действия, местом и другими характеристиками поведения, в лаборатории В. Б. Швыркова была разработана экспериментальная модель, позволявшая дифференцировать связь нейрональной активности с каждым из этих аспектов поведения. Это была модель пищедобывательного поведения у кроликов, которым для получения пищи из двух кормушек, расположенных в углах передней стенки квадратной клетки, требовалось нажимать на педали, которые были расположены в углах задней стенки той же клетки. Регистрация активности корковых нейронов кроликов в сериях пищедобывательных актов вдоль каждой из боковых сторон клетки позволила выявить специфические активации нейронов, сопровождавшие реализацию отдельных актов данного поведения. Такие активации наблюдались во всех случаях реализации соответствующего поведенческого акта. На основании этих результатов был сделан вывод о специализации нейронов относительно определенных поведенческих актов, который лег в основу концепции системоспецифичности нейронов, утверждающей принадлежность любого нейрона только к одной функциональной системе (см. главу 14).

Наряду со *специализациями* нейронов относительно отдельных систем поведенческих актов, таких как «подход к педали», «захват пищи», «нажатие педали», также были обнаружены и другие специализации. Во-первых, это специализации нейронов относительно конкретных движений животного и, во-вторых, — специализации относительно объединений актов, например подход и нажатие педали. Если первые специализации можно было отнести к реализации прасистем, то вторые вступали в противоречие с принципом системоспецифичности и, на первый взгляд, свидетельствовали о наличии в субъективном опыте животного элементов, объединяющих несколько систем поведенческих актов.

Это противоречие было разрешено в серии экспериментов с тщательным контролем процедуры обучения. В этих экспериментах проводилось контролируемое поэтапное формирование пищедобывательного цикла. Каждый из пяти этапов обучения (обучение захвату пищи в конкретной кормушке; повороту головы в сторону педали; подходу к педали; нахождению в углу педали и, наконец, ее нажатию) проводился в отдельный день и состоял из 100–200 подкрепляемых подачей пищи реализаций соответствующего этапа. Последующая регистрация активности корковых нейронов в дефинитивном поведении позволила выявить клетки, специализировавшиеся на отдельных этапах обучения.

Нейроны специализируются относительно этапов обучения.

Для всех этапов были обнаружены группы специализированных нейронов, специализаций же, не соответствовавших этапам обучения, за исключением нейронов прасистем, выявлено не было. При этом специализации относительно этапов, служивших в качестве промежуточных поведенческих актов и отсутствовавших в дефинитивном поведении, выражались в виде активаций, перекрывающих два последовательных поведенческих акта. Так, например, специализация относительно этапа нахождения в углу педали проявлялась в активации, начинавшейся в конце акта подхода к педали и продолжавшейся во вре-

мя ее нажатия. Эти наблюдения позволили сформулировать вывод о специализации нейронов относительно этапов обучения.

Данный вывод исключительно важен для объективного изучения структуры субъективного опыта, так как дает ключ к выявлению элементов опыта, выделяемых его обладателем. В то же время полный набор поведенческих специализаций нейронов соответствует субъективному репертуару поведений. Таким образом, можно заключить, что с точки зрения системной психофизиологии элементом индивидуального опыта является *функциональная система поведенческого акта*, сформированная на конкретном этапе научения, т. е. в опыте индивида зафиксирована история его приобретения.

Как уже отмечалось, элементы одной функциональной системы поведенческого акта расположены в разных структурах мозга, и достижение результата происходит за счет их согласованной, кооперативной активности. Однако количество элементов, принадлежащих одной функциональной системе, в разных структурах и представленность разных систем в виде соответствующих специализаций в конкретной структуре мозга оставались предметом изучения. В связи с этим необходимо рассмотреть участие нейронов разных структур мозга в формировании новых функциональных систем.

В экспериментах с использованием уже упоминавшейся модели пищедобывательного поведения кроликов было проведено сравнение наборов специализаций нейронов в различных областях коры в процессе реализации сформированного поведения, а также сопоставлены изменения этого набора в моторной и лимбической областях коры в результате доучивания животного. Проведенное исследование показало, что хотя нейроны одной специализации могут быть обнаружены в разных областях, их количественная представленность сильно варьирует. Максимальное количество нейронов, специализированных относительно актов сформированного обучением в экспериментальной клетке поведения, было обнаружено в лимбической коре (около 40% зарегистрированных нейронов), в то время как в других корковых областях они были либо единичными, либо не достигали и десятой части зарегистрированных нейронов.

Сравнение наборов специализаций до и после доучивания также показало существенно большие изменения в лимбической коре по сравнению с моторной. В лимбической коре после доучивания появились новые специализации, соответствовавшие актам добавленного поведения. Специально проведенная серия экспериментов с подсчетом количества активных нейронов в лимбической коре до и после доучивания показала увеличение их абсолютного количества в результате доучивания. Эти данные были восприняты как свидетельство специализации в обучении «молчащих», т. е. не дающих спайковых разрядов, нейронов. При этом количество клеток, специализированных относительно наблюдавшихся до доучивания актов, не изменилось. Наоборот, в моторной коре появились лишь единичные новые специализации, зато количество активных клеток прасистем достоверно изменилось.

Полученные результаты соответствуют представлению о перестройке опыта в результате включения в его состав новых элементов. На нейрофизиологическом уровне анализа результатом научения является формирование «добавки» к набору специализированных нейронов и изменение использования прасистем при реализации прежде существовавших функциональных систем.

15.7. Влияние истории научения на структуру опыта и организацию мозговой активности

Субъективный континуум, как и континуум поведения, представляет собой линейную последовательность сменяющих друг друга состояний, которые соответствуют актам поведения. Эти смены одних наборов функциональных систем на другие связаны с достижением результатов одних актов и возможностью реализации следующих актов поведения. В силу того что субъект выступает в качестве активного компонента соотношений организма со средой (см. главу 14), переход к реализации следующей в последовательности функциональной системы происходит за счет ее извлечения из памяти под воздействием внутренних факторов. Факторы, определяющие разные состояния систем и смену реализуемых систем в континууме поведения, были названы **межсистемными отношениями**.

В соответствии с включенностью конкретного акта в жестко фиксированную последовательность, такую как, например, врожденные стереотипные формы поведения или аппетентная (т. е. предшествующая поглощению пищи) стадия пищедобывательного цикла, эти отношения могут иметь жестко детерминированный характер. В то же время (как в случае поисковой активности) эти отношения не жестко детерминированы, и выбор происходит среди слабо связанных в опыте функциональных систем. Но и жесткая детерминация отношений двух последовательных актов внутри цикла не является однозначной — всегда существует возможность альтернативы, т. е. перехода к каким-либо другим актам поведения. Подобная возможность реализуется, например, при насыщении и переходе от пищедобывательного поведения к комфортному (отдыху) либо при переходе к ориентировочному поведению в связи с изменениями в среде.

Можно утверждать, что смена актов происходит в результате выбора из ряда альтернатив с разной вероятностью в поведении. Наблюдение с этих позиций за формированием умения играть в многоклеточные «крестики-нолики» позволило создать модель структуры памяти и межсистемных отношений, хорошо описывающую выбор хода в конкретной игре. Выявленные в этом исследовании отношения компонентов опыта оказались сходными с отношениями, выявленными на основе анализа нейрональной активности у кроликов.

Исследование нейрональной активности в поведении показало, что, наряду с ярко выраженной специфической активацией специализированных нейронов в специфическом поведенческом акте, в их активности имеется дополнительная структурированность. Эта структурированность **неспецифической активности** (т. е. активности при осуществлении других, помимо специфического, актов поведения) проявляется в наличии слабых активаций и тормозных пауз, сопровождающих реализацию других актов поведения. Связь таких изменений с конкретным актом имеет, как правило, вероятностный, но достаточно устойчивый (по статистическим критериям) характер.

Исходя из принципа системоспецифичности нейрона и его специализации относительно элемента индивидуального опыта, было выдвинуто положение о разных состояниях, или степенях актуализации, элемента опыта в реальном континууме поведения. Нейрофизиологическим выражением степени актуализации специфической функциональной системы при подобном подходе является теку-

щая частота активности специализированного нейрона, варьирующая от нулевых значений при исключении системы из набора, соответствующего текущему состоянию субъекта поведения, до максимума при реализации специфического акта поведения.

Таким образом, на основе анализа нейрональной активности был сделан вывод об актуализации множества функциональных систем при осуществлении конкретного акта поведения. Обнаружение определенной структуры актуализации конкретной функциональной системы в поведении позволило использовать регистрацию активности нейронов известной специализации для изучения отношений конкретного элемента опыта с другими элементами.

В качестве метода выявления межсистемных отношений используется построение паттернов активности специализированных нейронов во всех актах анализируемого поведения и распределения вероятности активации нейрона в конкретном акте поведения. За активацию принимается не менее чем 1,5-кратное превышение «фоновой» частоты активности. Эти формы представления нейро-

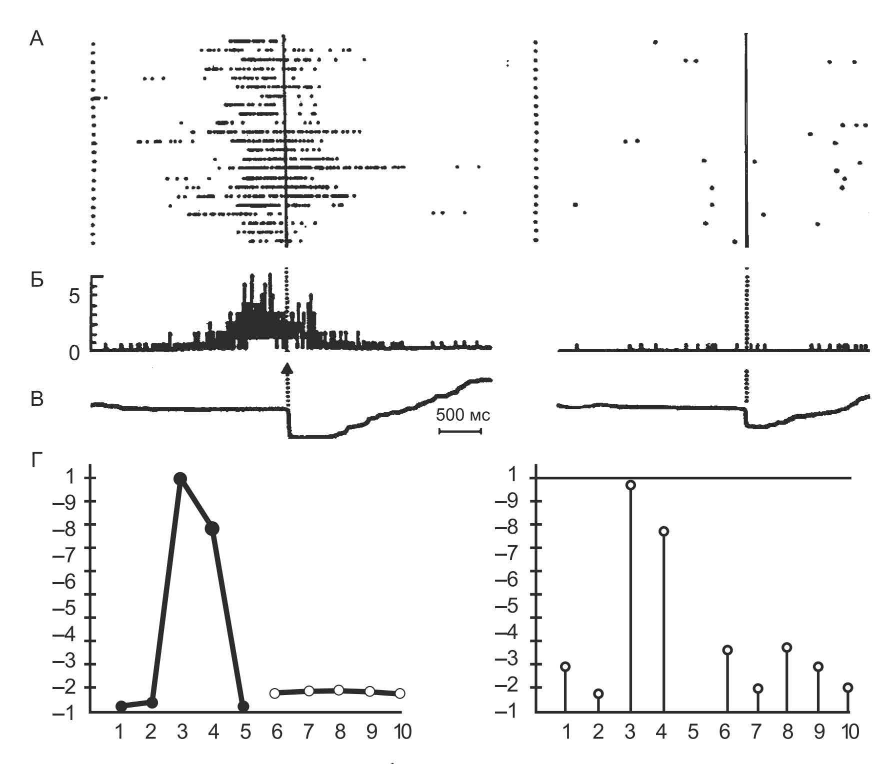


Рис. 15.1. Разные способы представления активности нейрона

А — растры активности нейрона лимбической коры; Б — гистограмма; В — усредненная отметка нажатия педали (слева — левой, справа — правой), относительно начала которой совмещены растры и построены гистограммы; Г — графическое представление активности того же нейрона. На левом графике — картина распределения средних частот (паттерн) активности нейрона в актах циклического поведения. По оси абсцисс — номера актов, по оси ординат — нормированная средняя частота активности. На правом графике — вероятности наличия активации в тех же 10 актах. По оси абсцисс — номера актов, по оси ординат — вероятность активации нейрона в соответствующем акте

нальной активности показаны на рис. 15.1 в сравнении с распространенным методом представления активности в виде растров. Особенно яркие результаты дало использование данного метода для решения проблемы отражения истории научения в организации межсистемных отношений.

В силу фиксации этапов научения в виде элементов субъективного опыта история научения индивида является содержанием его опыта. Однако кроме состава элементов опыта история его формирования может (наряду с логикой поведения) определять отношения систем.

Было проведено специальное исследование активности нейронов лимбической коры кроликов в пищедобывательном поведении, сформированном с применением разных стратегий обучения. На рис. 15.2 схематически представлены использовавшиеся разные стратегии обучения внешне одному и тому же циклическому пищедобывательному поведению. Разница между стратегиями состояла в последовательности формирования отдельных блоков поведения — поведения у кормушки и поведения у педали — на двух сторонах экспериментальной клетки. Формирование отдельных поведенческих актов производилось так же, как было изложено ранее. Последовательности этапов научения показаны цепочками стрелок (рис. 15.2).

Для выявления сформированных межсистемных отношений была зарегистрирована активность нейронов лимбической коры в дефинитивном поведении обученных таким образом животных. Из всей совокупности зарегистрированных нейронов для анализа были отобраны клетки, специализированные относительно сформированных обучением в экспериментальной клетке поведенческих актов.

Критерием специализации служило наличие активации нейрона в соответствующем акте во всех случаях его реализации. Как было показано А. Г. Горкиным и Д. Г. Шевченко, этот формальный критерий позволяет достаточно надежно выделять специфическую связь активности нейрона с конкретным актом поведения. Для анализа неспецифической активности были построены паттерны активности каждого из исследовавшихся нейронов во всех актах пищедобывательного поведения. *Паттерн активности* представляет собой распределение средних частот импульсации нейрона в выделенных актах поведения. В поведении на одной стороне клетки было выделено 5 актов: поворот головы к педали, перенос лап к педали, нажатие педали, перенос лап к кормушке и захват пищи в кормушке. Всего на двух сторонах клетки было выделено 10 актов. Усредненные паттерны активности нейронов, специализированных относительно подхода к педали, представлены на рис. 15.2 под схемами соответствующих стратегий обучения. Так как кролик подходил к двум педалям, то и паттернов — два для каждой из стратегий. Один из них показывает распределение активности нейронов, специализированных относительно подхода к первой по порядку обучения педали, а другой — относительно второй. Легко заметить, что паттерны у кроликов, обученных по стратегии «Б», различаются для первой и второй педали, в то время как для животных, обученных по стратегии «А», — не различаются. Сходные данные были получены для другой группы специализаций — нейронов, связанных с подходом к кормушке.

Данные, полученные в этой работе, показали, что для систем, не связанных логикой последовательного поведения в одну группировку, их взаимные отношения зависят от истории формирования поведения. Эта зависимость проявляется в виде повышенной степени актуализации второй из двух последовательно формиро-

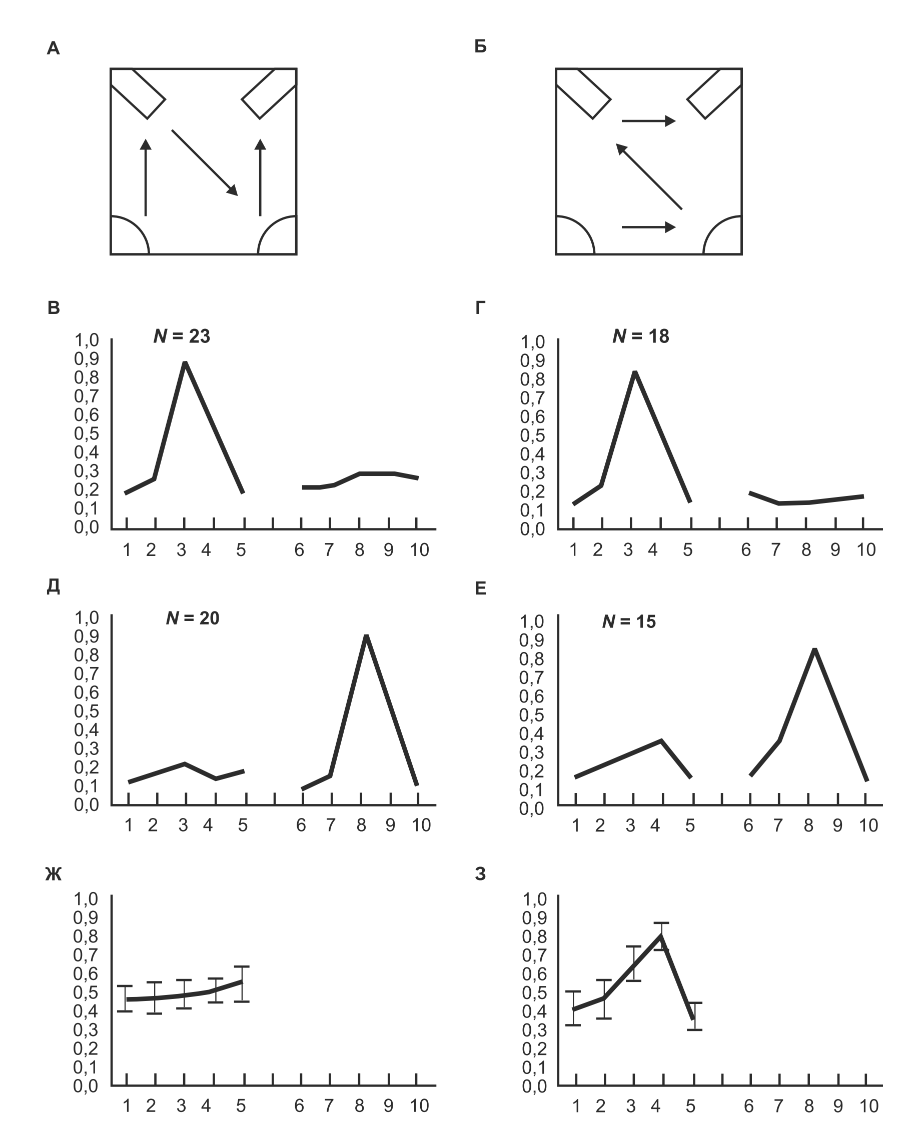


Рис. 15.2. Усредненные паттерны активности нейронов, специализированных относительно подхода и нажатия педали в зависимости от времени формирования и стратегии обучения

А, Б — схемы применявшихся стратегий обучения (в нижних углах — кормушки, в верхних — педали);
В, З — усредненные паттерны нейрональной активности (по оси абсцисс — номера поведенческих актов; по оси ординат — нормализованная по максимальной частота активности);
В, Г — усредненные паттерны активности нейронов, специализированных относительно оперирования с первой по порядку обучения педалью;
Д, Е — усредненные паттерны активности нейронов, специализированных относительно оперирования со второй по порядку обучения педалью;
Ж, З — паттерны (средняя ± стандартная ошибка) неспецифической активности нейронов, представленных на частях Д и Е, но нормализованной по максимуму неспецифической активности. Под схемой конкретной стратегии расположены паттерны активности нейронов, которые зарегистрированы у кроликов, обученных по этой стратегии

вавшихся систем при реализации первой. В этом исследовании были также выявлены отношения систем, основанные на факторах сходства движений и целей соответствующих поведенческих актов.

В связи с тем что актуализация функциональных систем оказалась чувствительной к действию множества факторов, стало возможным рассмотреть с позиций системной психофизиологии огромный объем экспериментальных данных, полученных в нейрофизиологии обучения. В основном эти данные касаются пластичности нейрональных ответов на стимулы при выработке условных рефлексов. Сразу стоит обратить внимание на то, что достоверные изменения частоты постстимульной импульсации нейронов в ряду сочетаний, как правило, не превышают 1,5-кратного уровня «фоновой» активности. Это означает, что в случае повышения в обучении возбудительного ответа регистрируется активация, которая в соответствии с упомянутыми ранее критериями не может считаться специфической. Этот факт, вместе с плавной динамикой ответа и наличием тормозных реакций у многих нейронов, свидетельствует, на наш взгляд, о том, что основная феноменология пластичности попадает в разряд изменения межсистемных отношений уже имевшихся до обучения элементов индивидуального опыта. Это вполне соответствует теоретическим положениям бихевиористов о том, что при выработке классических рефлексов и дифференцировок новая реакция (в терминах данной главы — нового акта поведения) не формируется.

Изложенные ранее теоретические положения и экспериментальные данные позволяют в общих чертах описать основные моменты процесса научения с точки зрения системной психофизиологии.

В дефинитивном поведении циклически повторяющиеся соотношения организма со средой в виде адаптивных последовательностей поведенческих актов формируют отношения между элементами опыта. За счет воздействия среды эти последовательности могут быть прерваны. В соответствии с имеющимся опытом вместо запланированного акта в таком случае реализуется ориентировочное поведение, сменяющееся следующим приспособительным актом. При многократном повторении такого воздействия происходит привыкание, т. е. сокращение перерыва в последовательности вплоть до его полного исчезновения. В случае, когда «информационное» воздействие среды сопряжено с «подкрепляющим» в виде вредоносного воздействия либо появляющейся возможности удовлетворения «мотивированного» состояния, после ориентировочного совершается поведенческий акт, не входивший ранее в эту последовательность. При многократном повторении фиксируется новая последовательность смены поведенческих актов и обеспечивающие ее осуществление отношения элементов опыта.

Собственно научение начинается с возникновения проблемной ситуации, когда организм не может достичь желаемого результата за счет использования имеющихся в опыте функциональных систем.

Собственно научение, заключающееся в формировании нового элемента индивидуального опыта, начинается с возникновения проблемной ситуации, когда организм не может достичь желаемого результата за счет использования имеющихся в опыте функциональных систем. На нейрональном уровне этому соответствует длительное рассогласование метаболических потребностей клеток и синаптического притока (см. главу 14). Это приводит к одновременной актуализации множества функциональных систем. Такая актуализация приводит

в поисковом поведении к новым последовательностям поведенческих актов и изменениям набора прасистем, т. е. пробным соотношениям организма со средой. За счет имеющегося опыта поведения индивида в проблемных ситуациях этот набор не случаен, а подчинен опыту генерации успешных проб, накопленному индивидом. В случае неудачи состояние повышенной актуализации множества систем сохраняется и происходит генерация следующей пробы. В случае же успеха полученный результат снижает общий уровень актуализации систем, видимо, за счет частичного удовлетворения метаболических потребностей нейронов. После ряда успешных проб происходит исключение лишних конкурирующих альтернатив и окончательно складывается новая функциональная система поведенческого акта. Она имеет вид определенной организации актуализированных ранее сформированных систем и «добавки» группы специализированных нейронов, представляющих вновь сформированный элемент опыта в памяти организма. Эта «добавка» обеспечивает консолидацию кооперативного ансамбля, необходимого для достижения данного результата. Одновременно в силу включения нового акта в последовательность имевшихся поведенческих актов формируются отношения нового элемента опыта с уже имевшимися в памяти организма.

Дополнительная литература

Александров И. О., Максимова Н. Е. Научение // Современная психология. М.: Инфра-М, 1999. С. 201–217.

Горкин А. Г. Поведенческая специализация нейронов коры на разных этапах обучения // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 73–80.

Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1977.

Швырков В. Б. Введение в объективную психологию: Нейрональные основы психики. М.: Ин-т психологии РАН, 1995.

Глава 16

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СТРЕССА

Проблема стресса в наше время представляет не только академический интерес. Ее решение чрезвычайно важно в социально-практическом аспекте. Значение, которое вкладывается в понятие «стресс», часто противоречиво. В то же время стресс стал одним из самых модных медико-психологических диагнозов. Этот диагноз ставится человеку, когда у него в личной жизни, в быту или на производстве возникают какие-либо проблемы, которые приводят к ухудшению его психического и физического здоровья.

В процессе эволюции в животном мире выработались специальные механизмы, обеспечивающие адаптацию организма к изменяющимся условиям окружающей среды. У человека и высших животных эти механизмы, повышая уровень стресса, обеспечивали реакции борьбы или бегства. В век научно-технического прогресса в современном обществе человек часто оказывается в ситуации действия психоэмоциональных стрессоров и из-за социальных ограничений не может реализовать реакцию борьбы или бегства. Накапливающиеся в организме продукты деятельности стрессовых механизмов приводят к разрушению механизмов саморегуляции, сбивая биологические ритмы людей, изменяются гормональные и иммунные функции стрессированного организма. Установлено влияние повышенного уровня стресса и на генетический аппарат, что создает угрозу и генофонду человека.

Подчеркнем, что акцентирование внимания только на негативных последствиях действия стресса вносит путаницу в устоявшуюся терминологию стресса, дистресса и психосоматических заболеваний. Изменение уровня стресса — это прежде всего полезная для организма реакция, возникшая в процессе эволюции, способствующая оптимальной адаптации организма к меняющимся условиям жизни. В то же время сильные и многократно повторяющиеся действия стрессоров могут приводить к тем страшным последствиям, о которых пишут специалисты.

16.1. Определение стресса, стрессоров, стрессовой реакции и дистресса

В «Словаре физиологических терминов» (1987) отсутствует определение термина «стресс», но с помощью синонимов описывается понятие «*эмоционального стресса*»: напряжение, психологический стресс, нервно-психическая, эмоциональная напряженность, психофизиологический стресс. Кроме этого, в литературе встречаются и такие термины: *физический*, *психоэмоциональный*, *информационный* стрессы. В словаре подчеркивается, что прилагательное «эмоциональный»

указывает на особую роль эмоций в генезе (?) стресса. Эмоциональный стресс, по мнению автора, — это состояние тревоги, конфликта, эмоционального расстройства и т. д. — такие эмоциональные (?) состояния, которые развиваются у человека, когда он сталкивается с реальными психологически трудными ситуациями либо считает их неразрешимыми.

Иначе говоря, стресс по этому определению есть эмоция или вызываемое отрицательной эмоцией состояние в неблагоприятных условиях. Очевидно, что здесь перепутаны причина и следствие. Во-первых, *стресс* — это самостоятельный психофизиологический процесс, обеспечивающий определенный уровень активности организма. Эмоции тревоги, напряжения вторичны по отношению к нему. Во-вторых, стресс не всегда вреден. Но обратимся к Г. Селье [1979], который и ввел это понятие.

Селье разделял «стресс» и «дистресс». Стресс полезен, ведет к адаптации, дистресс вреден и ведет к различным психосоматическим заболеваниям. Определение, данное в словаре, отражает реальное положение дел: практически все результаты экспериментальных и клинических наблюдений — это последствия дистресса. Селье понимал стресс как синоним физического или психологического давления, нажима и напряжения, а дистресс — горе, несчастье, недомогание, истощение, нужда. По Селье, стресс может быть приятным и неприятным, дистресс — только неприятным, болезненным. Таким образом, произошла подмена понятий. В этом не было бы ничего страшного, если бы изменение понятий не привело к изменению мышления исследователей, методологии и стратегии исследований, представлений о роли и значении самого стресса, о взаимоотношениях стресса, эмоций и функциональных состояний. Понять это важно и потому, что **стресс** — это генетически закрепленные комплексы реакций, имеющих адаптивное значение из-за опережающего включения механизмов, подготавливающих организм к той или иной реакции еще до осознания стрессора.

Остается неясным, есть ли различия и в чем при использовании терминов *психоэмоциональный*, *эмоциональный*, *психологический* и *физический* стресс. Как писал Селье, если мы хотим избежать вредных последствий изменения уровня стресса и одновременно не лишать себя аромата и вкуса жизни, нам следует знать природу и роль стресса.

> Селье определил стресс как неспецифический ответ организма на любое предъявленное ему требование.

В 1936 г., изучая болезни адаптации, Г. Селье пришел к выводу о существовании «общего адаптационного синдрома», ведущую роль в котором играл стресс и который подготавливал организм к встрече с изменяющимися условиями среды. Он определил стресс как неспецифический ответ организма на любое предъявленное ему требование. В этом определении важно раскрыть понятие «неспецифический». Все стрессоры строго специфичны (будь они психологическими, физиологическими или физическими). В то же время все эти стрессоры имеют и нечто общее, неспецифическое — требование приспособиться к новым условиям. Это вынуждает организм адаптироваться к возникшей необычной ситуации. Неспецифические требования, предъявляемые воздействием как таковым, — это и есть сущность стресса, как говорил Селье.

Еще труднее для однозначного понимания психологические определения, когда стресс рассматривают как часть динамической системы взаимодействия среды и личности, где физиологические реакции определяются психологическим (?)

воздействием на личность. А последняя уже управляет реакциями человека в стрессовой ситуации. Иногда встречаются даже выражения типа «психологические механизмы». Многочисленные данные нейронаук показывают, что есть мозговые механизмы (нейронные), функционирование которых лежит в основе психологических закономерностей. Здесь необходимо еще раз подчеркнуть, что стрессовые механизмы чаще всего включаются без участия сознания.

Трудности определения стресса упираются и в неоднозначность понимания того, какие требования к организму можно назвать стрессовыми. Мы уже упоминали точку зрения Селье, который считает стресс частью нашего повседневного опыта: умственные или физические усилия, эмоциональное возбуждение, утомление, боль. Иначе говоря, любые требования к организму — это стресс. Целый ряд авторов с этим не согласны. Так, существует точка зрения, что стресс как неспецифическая реакция возникает при действии чрезвычайного по силе раздражителя на организм. Некоторые рассматривают стресс как генерализованную реакцию напряжения в связи с действием угрожающих организму факторов, требующих интенсивной мобилизации адаптогенных механизмов, со значительным превышением диапазона повседневных колебаний. Другие относят к стрессам только такие реакции, для которых характерно перенапряжение психологических и адаптационных механизмов. Кажется, что такие крайние точки зрения присущи экспериментаторам, для которых критерием служат явные морфофункциональные изменения висцеральных органов или психические нарушения, больше подходящие для дистресса или вызванной им патологии.

Те или иные психические и психосоматические нарушения, возникающие у человека, зависят от природы действующего стрессора, его силы и продолжительности действия, а также от стрессореактивности самого организма. Стрессореактивность — генетически детерминированная особенность нейроэндокринных механизмов реагировать на действие стрессоров.

Термин «стресс», предложенный медиками, казалось бы, не встраивается в систему психологических знаний. Однако если рассмотреть динамику изменения стрессового состояния под действием различных по силе стрессоров, то оказывается, что кривая, описывающая эти изменения, полностью совпадает с изменением уровня бодрствования. Известно, что поведение человека тем эффективней, чем ближе его уровень бодрствования к некоторому оптимальному уровню. При более высоких значениях готовность субъекта к действию и его поведение все больше дезорганизуется. При низких значениях эта готовность к действию снижается и может приводить к засыпанию. А если учесть данные биоритмологии о суточных изменениях содержания некоторых гормонов, то становится ясным, что нейроэндокринные механизмы, контролирующие определенный уровень стресса, и определяют тот или иной уровень бодрствования. Существует прямая зависимость: чем ниже уровень стресса, тем ниже уровень бодрствования и наоборот.

Нейроэндокринные механизмы, контролирующие определенный уровень стресса, определяют тот или иной уровень

Существует прямая зависимость: чем ниже уровень стресса, тем ниже уровень бодрствования и наоборот.

Разнобой мнений, касающихся терминологии, делает важным вопрос о выявлении объективных критериев стресса. Считается, что основными критериями возникновения стрессовой реакции должны быть объективные,

значимые изменения ритмограммы сердца, индекса Баевского, устойчивое изменение тонического компонента кожно-гальванической реакции и появление в крови повышенных доз катехоламинов, превышение в крови кортизола. Обычно считают, что катехоламины мозга, выступая в роли нейрогормонов (локальных гормонов мозга), выполняют инициирующую роль в дальнейшем развитии стрессовой реакции. Адреналин и норадреналин усиливают выделение релизинг-факторов в гипоталамусе. А это ведет, в свою очередь, к усилению продукции адренокортикотропного гормона (АКТГ) и т. д.

Предлагаемые критерии позволяют констатировать начало стрессовой реакции в ее первой (по Селье) фазе — фазе напряжения, когда на работу этих стрессовых механизмов не накладывается патология или истощение исполнительных механизмов.

Для более поздних фаз развития стрессовой реакции, когда организм находится на грани нормы и патологии (пограничные состояния), подходят разработанные рядом авторов системы групповых признаков:

1. Клинические — личная и реактивная тревожность, снижение эмоциональной стабильности.
2. Психологические — снижение самооценки, уровня социальной адаптированности и фрустрационной толерантности.
3. Физиологические — преобладание тонуса симпатической нервной системы над парасимпатической, изменение гемодинамики.
4. Эндокринные — повышение активности симпатико-адреналовой и гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой систем.
5. Метаболические — повышение в крови транспортных форм жира, сдвиг липопротеидного спектра в сторону атерогенных фракций.

Термином **стресс** определяется не реакция, а состояние гомеостаза обеспечивать нужную активность человека в определенных условиях среды.

Дистресс — перенапряжение работы нейроэндокринных механизмов, которое приводит к развитию пограничных состояний и психосоматических заболеваний.

Таким образом, рассматривая существующие в литературе определения стресса следует считать, что термином **стресс** определяется не реакция, а состояние гомеостаза, обеспечивающее нужную активность человека в определенных условиях среды. **Стрессовая реакция** — изменение уровня активности под влиянием тех или иных стрессоров. **Дистресс** — такое перенапряжение работы нейроэндокринных механизмов, которое вызывает нарушение деятельности (функциональные или морфологические) различных структур организма, приводя к развитию пограничных состояний и психосоматических заболеваний.

16.1.1. Стрессоры

Выше говорилось, что причиной стрессовой реакции являются стрессоры. **Стрессор** — это внешний или внутренний стимул, который может запустить реакцию борьбы или бегства. Стрессоры, к которым приспособился в ходе эволюции человеческий организм, — это самые различные факторы, нарушающие безопасность или требующие адаптироваться к ним. Часть стрессоров требует немедленной физической активности, чтобы избежать травмы или повреждения. Другие стрессо-

ры тоже побуждают к борьбе или бегству, даже если немедленная физическая реакция невозможна или будет неприемлема для окружения. Эти стрессоры можно назвать символичными. Например, это потеря статуса, снижение самооценки, переутомление и т. д.

Есть несколько оснований для квалификации стрессоров. Они могут быть факторами окружающей среды (токсины, жара, холод), иметь психологическую природу (снижение самооценки, депрессия). Другие имеют социальную природу (безработица, смерть близкого человека). Стрессоры можно квалифицировать и по-другому. Они могут быть глобальными, действующими на популяцию, нацию в целом (отсутствие стабильности жизненного уклада в целом государстве, неуверенность людей в завтрашнем дне), и личностными (проблемы в личной жизни, потеря работы, потеря близкого человека, конфликты на работе). Но, независимо от природы стрессора, все они вызывают одинаковые изменения в организме человека. Активизируется деятельность гипоталамуса, гипофиза, других зон мозга, надпочечников, щитовидной железы.

При символической угрозе, как и при действии других стрессоров, происходит накопление продуктов деятельности стрессорных механизмов. Но в современном обществе редко используется реакция борьбы или бегства. Продукты накапливаются, а воспользоваться ими мы не можем. В результате этого повышенная стрессовая реакция становится затяжной, приводя к развитию дистресса — различным заболеваниям. При этом из двух характеристик — длительность и сила действия стрессора — длительность является более важной. Чем дольше действует стрессор на человека, тем сильнее дистрессовое расстройство.

Природа стрессоров может быть различна, но они запускают в организме генетически детерминированную неспецифическую реакцию защиты.

Итак, природа стрессоров может быть различна, но они запускают в организме генетически детерминированную неспецифическую реакцию защиты. С этих позиций нет никакой необходимости использовать в сочетании с термином «стресс» какие-либо прилагательные. Хотелось бы думать, что встречающиеся все же многочисленные прилагательные типа «психоэмоциональный» и др., видимо, употребляются некоторыми авторами для того, чтобы подчеркнуть природу стрессоров или способов вызова стресса, а не для выделения каких-то особых уровней протекания или новых механизмов стрессовых реакций человека.

16.1.2. Стрессореактивность

Величину реакции борьбы или бегства иногда используют для характеристики стрессовой реактивности, которая является строго индивидуальной и генетически детерминированной. **Стрессореактивность** — генетически детерминированная реакция стрессогенных механизмов организма на действие того или иного стрессора. Стрессореактивность проявляется в увеличении мышечного напряжения, учащении сердцебиения, повышении артериального давления и нервного возбуждения, усилении потоотделения, изменении волновой активности мозга, перераспределении крови в организме. Все эти изменения готовят организм к быстрым действиям и обусловлены выработкой биологически активных веществ, причем если последние не используются — это приводит к расстройству здоровья. Стрессореактивность тесно связана со стрессоустойчивостью. **Стрессоустойчи-**

вость — индивидуальная способность организма сохранять нормальную работоспособность во время действия стрессора. Последняя может быть усилена путем обучения. Суть этого обучения — научиться сознательному контролю за функционированием внутренних органов, но об этом ниже.

16.2. Стресс и другие психические состояния и реакции

16.2.1. Стресс и эмоции

Встречающийся в литературе термин, о котором мы уже говорили, — «психоэмоциональный стресс» — подчеркивает неразрывную связь стресса и эмоций и даже примат эмоций в комплексной реакции. В пользу этого, казалось бы, говорят и эксперименты по раздражению эмоциогенных зон гипоталамуса, которое у тяжело стрессированного животного в условиях поведенческого конфликта вызывало гипертензию. Электрическое или химическое раздражение гипоталамуса вызывает как эмоциональные, так и стрессовые реакции.

Однако существует мнение, что эта чисто внешняя связь объясняется функциональной гетерогенностью исполнительных мозговых механизмов и почти одномоментным проявлением стресса и эмоций в сознании человека после начала действия стрессора. Причем сила последующей стрессовой реакции осознается и оценивается скорее по выраженности эмоции, так как первоначальное включение стрессовой реакции появляется на неосознаваемом уровне.

Считается, что в первые минуты стрессовой ситуации выделяется избыточное количество гормонов, и лишь затем реакция осуществляется в основном за счет активации и последующей регуляции системами, контролирующими адекватность ответа организма. Можно напомнить, что стресс развивается после хирургической деафферентации гипоталамуса, отсекающей все его нейрогенные связи. Стресс возникает и у человека, находящегося под наркозом, и даже после удаления надпочечников.

Соглашаясь с существованием неспецифического ответа при стрессе как первой фазы, некоторые авторы выделяют еще и психологический стресс, возникающий в условиях опасности для жизни. При этом главенствующей становится сознательная оценка угрожающей ситуации. С таким делением нельзя безоговорочно согласиться.

Хорошо известно, что в экстремальных условиях человек сначала действует, а только потом осознает содеянное. Такое случается, например, тогда, когда едущий впереди вас автомобиль внезапно останавливается. Вегетативная нервная система срабатывает почти мгновенно. Меньше чем за полсекунды вы жмете на тормоза, оцениваете обстановку. Признаки возбуждения — «колотящееся» сердце, трясущиеся руки и т. д. — вы осознаете позже, когда опасность уже миновала. Очевидно, что мозг в этом исключительном случае справился с ситуацией, не прибегая к сложным вспомогательным механизмам осознания. В то же время можно думать, что такое деление возможно, если предположить, что первая фаза стрессовой реакции, призванная подготовить организм человека, протекает на неосознаваемом уровне, обеспечивая адекватную реакцию за счет прямых сенсомоторных реакций, и предшествует состоянию тревоги (по Селье). Вторая же фаза —

возникновение соответствующих эмоций после оценки опасности — нужна для последующего сознательного управления и выбора тактики поведения, но никак не может повлиять на направленность стрессовых механизмов. Кроме этого, за разделение механизмов стресса и эмоций говорят следующие данные.

1. Эмоции разнонаправленны (положительные и отрицательные), и их механизмы различны, а стресс всегда однонаправлен, т. е. всегда направлен на мобилизацию жизненных сил организма, независимо от последующей направленности («знака») эмоций.
2. Величина стрессовой реакции прямо зависит от силы стрессора, а иногда и превышает ее. У эмоций эта зависимость многозначнее и менее жесткая.
3. При всем внешнем сходстве исполнительных структур мозга (гипоталамус, например) конкретные зоны их инициации различны.
4. Стресс и эмоции выполняют разные функции.

Итак, можно считать, что стрессор вызывает избыточную реакцию на неосознаваемом уровне, обеспечивая необходимый уровень гомеостаза, и только затем переключающие и особенно компенсаторные механизмы эмоций вовлекаются для обеспечения осознания, упорядочения и оценки адекватности реакции организма.

16.2.2. Стресс и напряжение

Как подчеркивал Селье, стресс — это не всякое нервное напряжение, нельзя отождествлять любые перегрузки или сильные эмоциональные возбуждения со стрессом, даже если используются соответствующие психологические тесты. Селье приводит слова Дж. Мейсона, бывшего президента Американского психосоматического общества: «Общим знаменателем действия всех стрессоров является активизация физиологического аппарата, ответственного за последующее эмоциональное возбуждение, которая возникает при появлении в жизненной ситуации угрожающих или неприятных факторов».

> Стрессовая реакция — нормальная, неспецифическая, генетически детерминированная реакция, часть ответа организма в общем адаптационном синдроме.

Таким образом, **стрессовая реакция** — нормальная, неспецифическая, генетически детерминированная реакция, часть ответа организма в общем адаптационном синдроме. Критериями нарастающего уровня стресса должны быть объективные показатели функционирования мозговой, сердечно-сосудистой и эндокринной систем. Стресс не идентичен эмоциям, функциональным состояниям и некоторым видам эмоционального напряжения, хотя и тесно связан с последними общей целью — *оптимизацией адаптивной функции*.

16.3. Механизмы стресса

Согласно Селье, стрессовую реакцию можно разделить на три условные фазы: 1) тревоги; 2) сопротивления; 3) истощения. Автор считал, что стрессоры вызывают стереотипный, автоматизированный ответ, начиная с активации гипоталамуса, повышения активности гипофиза и надпочечников с одновременным включением симпатического отдела вегетативной нервной системы. Относительно того, как стрессовый фактор достигает гипоталамуса, нет единой точки зрения. Некоторые авторы считают, что стрессор через соответствующие анализаторные структуры

воздействует на кору головного мозга. Далее через таламус сигнал поступает к гипоталамусу и параллельно — в ретикулярную формацию, которая является «связующим звеном» между сознанием и телом. В таком случае физический по природе стрессор, так же как и психологический стрессор, может влиять на когнитивные процессы, запуская одни и те же психофизиологические механизмы, независимо от природы стрессора. В то же время существуют данные о том, что информация о стрессорах, воспринимаемых зрением, поступает прямо к гипоталамусу по специальному зрительному тракту. В любом случае ни у кого не возникает сомнения, что ретикулярная формация, гипоталамус и лимбические структуры принимают непосредственное участие в развитии стрессовой реакции; в осознании стрессора и формировании необходимой адекватной реакции принимает участие весь мозг, включая и вегетативную нервную систему. Всегда необходимо помнить о понимании мозга как части целостной нейроэндокринной системы, управляющей нашей психикой и поведением. Во многих современных работах развиваются новые представления о гормональных механизмах и пептидной регуляции дистрессовых состояний, вплоть до молекулярных механизмов стресса, включенности тех или иных медиаторных систем.

Итак, по-видимому, под влиянием Селье, недооценивавшим роль ЦНС, основной акцент в изучении стресса делался на исследованиях механизмов дистресса, вегетативной и гормональной регуляции. В то же время роль ЦНС в возникновении стрессовой реакции или недооценивалась, или вообще игнорировалась.

В 20-е гг. XX в., после работ У. Кеннона, постепенно пришло понимание, что управляющим органом является нейроэндокринная система, где некоторые нейроны ЦНС выполняют нейроэндокринные функции. П. К. Анохин, П. В. Симонов, К. В. Судаков и многие другие исследователи стали обращать внимание на важную роль ЦНС в развитии как стресса, так и дистрессовых состояний и связанных с ними психосоматических заболеваний.

Основные структуры мозга, участвующие возникновении стресса, — лобная кора и лимбические структуры; вегетативный компонент реализуется через гипоталамус и центры продолговатого мозга. В работах Симонова подчеркивается роль передних отделов коры, гиппокампа, миндалины и гипоталамуса в возникновении эмоций (см. главу 7). Такое сходство структур, участвующих в генезе разных по функции стресса и эмоций, не должно смущать. Все эти структуры чрезвычайно гетерогенны и полифункциональны. Если функциональной единицей мозга является распределенная система, тогда тесно связанные функции могут обеспечиваться разной системой модулей через взаимодействующие интегративные зоны в одних и тех же структурах. Так, функции гипоталамуса не ограничиваются регуляцией деятельности эндокринной системы. Являясь основным подкорковым центром управления вегетативной нервной системой, гипоталамус принимает участие в регуляции деятельности сердечно-сосудистой системы, терморегуляции, обмена веществ, управляет функциями сна и бодрствования, стрессовых и эмоциональных систем.

Но остановимся на механизмах, которые хорошо изучены. Когда индивид сталкивается со стрессором, гипоталамус активирует эндокринную систему и вегетативную нервную систему. Эта активация может осуществляться как через нервные пути, так и гуморальным путем. От передней доли гипоталамуса по прямому нервному пути происходит активация гипофиза, который вырабатывает

окситоцин и вазопрессин. Кроме того, эта доля гипоталамуса вырабатывает тиреотропный релизинг-гормон. Этот гормон, в свою очередь, действует на гипофиз таким образом, что там начинается выработка *тиреотропного гормона*. Последний гуморально активирует щитовидную железу, которая начинает производить тироксин, выбрасываемый в кровь.

Задняя доля гипоталамуса через симпатический отдел вегетативной нервной системы активирует мозговое вещество надпочечников, которые начинают вырабатывать большие дозы *адреналина* и *норадреналина*, поступающие в кровь. Последние гормоны объединяются в *группу метаболических гормонов*, так как непосредственно активируют клеточный метаболизм.

Передняя доля гипоталамуса при продолжении действия стрессора, помимо нервного пути воздействия, оказывает на гипофиз и гуморальное воздействие — производит кортикотропный релизинг-гормон, который действует на гипофиз, заставляя его производить адренокортикотропный гормон. Он, в свою очередь, действуя на кору надпочечников, приводит к выбросу кортикоидных гормонов, одним из представителей которых является *кортизол* — «гормон стресса» и *альдостерон*. Основная функция кортизола — повышение уровня сахара в крови — резко усиливает клеточный метаболизм, подготавливая нас к борьбе со стрессором. Альдостерон поднимает артериальное давление, обеспечивая быстрейшее поступление кислорода и питательных веществ к активным структурам организма.

> Анатомически самостоятельными структурами системы стресса являются голубое пятно в заднем мозге и паравентрикулярное ядро гипоталамуса.

Исследования последних лет позволили выделить анатомически самостоятельные структуры системы стресса, к которым отнесено *голубое пятно в заднем мозге*. Эта зона богата нейронами, вырабатывающими норадреналин. Вторая структура — *паравентрикулярное ядро гипоталамуса* (основной производитель кортиколиберина). Нейроны гипоталамуса, вырабатывающие кортиколиберин, регулируются в основном нейронами, которые содержат норадреналин и находятся в заднем мозге. Эти кортиколибериновые и норадреналиновые системы нейронов являются «узловыми станциями» системы стресса. Они соединяются с большим мозгом посредством связей, включающих нейроны, выделяющие дофамин, и проецируются в мезолимбический дофаминовый тракт, что позволяет им участвовать в регуляции мозговых систем мотивации и подкрепления. Обнаруженная связь нейронов, выделяющих кортиколиберин, с миндалиной и гиппокампом важна для извлечения из памяти и эмоционального анализа информации о тех внешних событиях, которые вызвали изменения стрессового уровня.

16.3.1. Физиологические изменения в организме при развитии дистресса

В целом метаболические гормоны приводят к значительным физиологическим изменениям:

- учащению сердцебиений;
- увеличению силы сердечного сокращения;
- расширению коронарных сосудов;
- расширению бронхов;

- ускорению основного ритма метаболизма;
- увеличению потребления кислорода.

В свою очередь, тироксин, вырабатываемый щитовидной железой, вызывает:

- учащение базального ритма метаболизма;
- увеличение содержания свободных жирных кислот;
- учащение дыхания;
- учащение сердцебиения;
- повышение тревожности;
- уменьшение чувства усталости.

Из вышеперечисленного ясно, что длительное и сильное действие стрессоров вызывает развитие дистресса, что может привести к срыву работы ослабленного или больного органа и вызвать то или иное заболевание (об этом см. ниже).

16.3.2. Роль обратных связей в поддержании дистрессового состояния

Выделяющиеся при стрессе гормоны не только действуют на соматические органы и клетки, повышая их метаболизм и переводя его на новый уровень, но и осуществляют хорошо известные и описанные способы регуляции собственного содержания путем влияния на рецепторные образования эндокринных органов методом биохимической обратной связи:

1. Короткая петля обратной связи: гипофиз — АКТГ — гипофиз.
2. Длинная петля обратной связи: гипофиз — АКТГ — надпочечники — кортикостероиды — гипофиз и гипоталамус — подавление продукции релизинг-факторов.

Эти петли позволяют осуществлять регуляцию продукции гормонов по количеству циркулирующего гормона в крови. Но в литературе нам не удалось найти сведений еще об одной, очень важной гуморальной связи:

3. Гипоталамус — гипофиз — АКТГ — надпочечники — стероиды — комплекс мозговых структур (ретикулярная формация, мотивационные и лимбические структуры) — длительное изменение электрической и химической активности мозга.

> Дистресс развивается в результате изменения в работе рецепторных структур, приводящего к нарушению механизмов регуляции количества гормонов методом обратной связи.

Обобщая литературные данные, можно утверждать, что мозг — это нейроэндокринный орган, способный модулировать сенсорные, центральные и моторные функции нервных сетей. Так, гипоталамус является основным органом регуляции вегетативных функций. В то же время к нему и от него идут прямые нервные связи от различных анализаторов, что позволяет гипоталамусу участвовать в регуляции активности афферентных путей ЦНС, механизмов ощущения и восприятия. Причем действие таких нейроэндокринных структур может осуществляться как нейрогенным, так и гуморальным путями.

Считается, что генерализованная активация мозга во время и после действия стрессов происходит как нейрогенным, так и гуморальным путем при действии стероидов (с длительным периодом полужизни — часы и сутки) на центральные нейроны даже после прекращения действия стрессоров. Интервенция стероидных

гормонов в мозг при сохранении их концентрации возможна из-за повреждения гематоэнцефалического барьера по мере развития стресса и дистрессовых явлений.

Нарушение в работе рецепторных структур, приводящее к обрыву механизмов регуляции количества гормонов методом обратной связи, способствует развитию тех или иных заболеваний человека (дистресса).

16.3.3. Электрическая активность мозга, функциональная асимметрия в развитии начальных стрессовых реакций у человека

Предпосылкой для изучения роли мозга в развитии стрессовой реакции послужили некоторые психологические и психофизиологические данные. Изучение вызванной активности у человека в условиях стресса и эмоциональных реакций показывает, что типологический подход при анализе быстротекущих процессов (стресс, эмоции) приводит к обеднению получаемых данных и не позволяет выявить динамику и закономерности функционирования мозга в этих условиях. Более результативным в этом плане является популяционный (индивидуальный) подход, позволяющий анализировать динамику электрической активности с учетом индивидуальных особенностей.

Одной из предпосылок формирования индивидуальности является величина функциональной асимметрии нервно-психических функций полушарий мозга. Эту величину можно оценить с помощью теппинг-теста. Использование этого теста показало, что испытуемые с сильно выраженной латерализацией более стрессоустойчивы, чем испытуемые со слабой латерализацией. Использование тестов Кэттелла и Спилбергера показало, что у слабо латерализованных испытуемых ярче выражена тревожность, напряженность, неуверенность. Все это облегчает возникновение у них стресса. Здесь следует подчеркнуть, что состояние тревожности — ситуативный признак хронического эмоционального напряжения, стресса.

> Степень латерализации может служить объективным критерием стрессоустойчивости.

Таким образом, степень латерализации может служить объективным критерием стрессоустойчивости. А регистрация электрофизиологических показателей позволяет оценить те психофизиологические характеристики, которые изменяются в первые минуты развития стресса. Проведение факторного анализа позволяет определить взаимовлияние тех или иных факторов при развертывании этой реакции.

При развитии первой фазы стрессовой реакции одновременно с возрастанием содержания катехоламинов отмечаются индивидуальные изменения как межполушарных, так и (более выраженные) внутриполушарных взаимоотношений, что выражается в возрастании различий амплитуды и латенции компонентов вызванных потенциалов — *P-300*, *N-200* и *N*-400. В дальнейшем происходит расширение зоны активации мозга по мере развития стрессовой реакции за счет вовлечения лобных отделов головного мозга, отражающееся в увеличении амплитуды поздних компонентов вызванных потенциалов и возрастании вклада низких частот (дельта- и тета-ритма) в этих областях. Процессы внутриполушарных перестроек имеют различную динамику в правом и левом полушарии.

Итак, в первые минуты развития стресса на фоне повышения содержания катехоламинов в мозге изменяются функциональные межполушарные и преимущест-

венно внутриполушарные связи, увеличиваются негативно-позитивные медленные волны потенциалов, связанных с событием, и некоторые средние и поздние компоненты вызванных потенциалов во фронтальных и окципитальных отведениях. В эти же временные интервалы начинается и медленно нарастает кожно-гальваническая реакция (см. главы 2 и 7), отражающая увеличение напряжения. Симпатический отдел вегетативной нервной системы, активируясь, приводит к увеличению частоты сердцебиений. После окончания эксперимента (5–6 мин) испытуемые, в зависимости от индивидуальных особенностей, говорили о возникновении и нарастании у них во время опыта возбуждения, напряжения, страха и даже безразличия.

Согласно системным представлениям о механизмах эмоционального стресса (дистресса), реакции отрицательного характера обладают длительным последействием и способностью к суммации. Еще в 1965 г. П. К. Анохин писал, что при развитии хронического стресса (дистресса) возникающая гипертензия связана с развитием застойных отрицательных эмоций, вызванных устойчивыми сдвигами в гипоталамусе и стволе мозга. Развивая эти представления, К. В. Судаков отмечал, что при эмоциональном стрессе формируются гипоталамо-лимбико-ретикулярные кольца застойного возбуждения, что и вызывает появление устойчивых патологических состояний. Считается, что при эмоциональном стрессе велика роль ретикулярной формации среднего мозга, которая может активироваться центральным путем через гипоталамус и от лимбических структур. Не исключаются и гуморальные влияния (гормоны надпочечников). К этим данным следует добавить, что существуют гипотезы, основанные на опытах с разрушением или раздражением гипоталамуса и ретикулярной системы, в которых утверждается, что ретикулярная формация служит для активации неокортекса, а гипоталамус — для регуляции активности лимбической системы.

Окончательное решение об организации структур целого мозга в регуляции стресса требует дальнейших экспериментов с позиций системного подхода.

16.4. Дистресс и болезни

Начальные стадии развития дистресса, возникающие при длительных действиях различных стрессоров и характеризующиеся дискомфортными соматическими нарушениями, а также сказывающиеся на психологическом состоянии человека, называют **пограничными состояниями**. Проявляются симптомы этих состояний строго индивидуально и выражаются в повышенной тревожности, не присущей данному человеку раздражительности, повышенной конфликтности. У таких людей нарушается сон: возникает бессонница, нарушается структура сна (см. главу 13). Могут появляться периодические сердечные боли, похожие на боли при инфаркте миокарда. Часто появляются симптомы невротических реакций, депрессивное состояние в легкой форме, усиливается потоотделение, возникает одышка, головные боли, увеличивается мышечное напряжение и т. д. Все эти симптомы могут встречаться у человека, образуя диагностический симптомокомплекс. Особенностью этой стадии является «маскировка» под то или иное серьезное заболевание, что заставляет человека обращаться в различные диагностические центры терапевтической направленности, пока он не встретит опытного психолога или психиатра.

К сожалению, развитие дистрессового состояния может приводить и к более серьезным последствиям. Мощнейшим стрессором для большей части населения нашей страны стал распад Советского Союза. В 1990-е гг. средняя продолжительность жизни мужчин упала до 54 лет. На 40% возросла смертность от кардиоваскулярных заболеваний, повысилась общая смертность. В это время на фоне общей политической и экономической нестабильности в России, неопределенности будущего заговорили об экопсихологической катастрофе населения. Превышение смертности над рождаемостью, разводов над браками, ежегодное уменьшение населения России позволяет говорить о том, что действие глобальных стрессоров на людей нашей страны сохраняется и в настоящее время.

Перейдем к тем болезням, которые возникают в организме под влиянием вредоносных стрессоров. Такие болезни называются **психосоматическими**. В их основе лежат психологические причины, которые не всегда легко распознать. Психосоматические болезни бывают *психогенными* и *соматогенными*. Психогенные болезни (бронхиальная астма) относятся к физическим болезням, вызываемым эмоциогенными стрессорами. Соматогенные болезни возникают тогда, когда стрессоры повышают восприимчивость организма к некоторым патогенным микроорганизмам или нарушают нормальное функционирование защитных систем организма. Примером соматогенных болезней может быть ряд аутогенных заболеваний и, возможно, рак.

16.4.1. Дистресс и иммунная система

Процессы взаимодействия нервной и иммунной систем интересуют **психонейроиммунологию** — науку, изучающую как факторы, вызывающие болезни, так и лечебные эффекты, которые оказывают психические воздействия. Данные этой науки показывают, что у людей, перенесших тяжелую утрату, функция иммунной системы снижена. У крыс, подвергнутых стрессу, развивается большое число раковых опухолей. Рецидивы орального простого герпеса связаны со стрессом и с эмоциональной реакцией человека на болезнь. Многочисленные данные говорят о снижении количества лейкоцитов в крови при длительном действии стрессоров. У студентов, находившихся в подавленном состоянии, обнаружен более низкий уровень выделения антител. У женщин, переживших развод, уровень клеток-киллеров на 40% ниже нормы (это клетки, борющиеся с вирусами и опухолями). Вообще, есть крайняя точка зрения, что ни одна болезнь не возникает без предварительного изменения стрессового состоянияс последующим изменением иммунной системы.

Важнейшим компонентом иммунной системы являются лейкоциты. Их в крови около триллиона и состоят они из трех основных групп: фагоцитов и двух видов лимфоцитов — *T*-клеток и *B*-клеток. Задача этих клеток — идентифицировать и уничтожить все инородные вещества. Если нарушается способность к идентификации или снижается количество лимфоцитов, возрастает возможность развития той или иной болезни. Это происходит при длительном действии стрессоров на человека. Возможно, подавление иммунного ответа вызвано резким и длительным изменением гормонального статуса и действием минерало- и глюкокортикоидов на лимфогенерирующие структуры.

В последние годы все больше внимания уделяется классу нейропептидов, часть из которых также синтезируется лейкоцитами, что может приводить к само-

активации некоторых из них, способствуя повышению сопротивления иммунной системы. Кроме того, имеются данные о том, что некоторые виды релаксации, визуализации (см. ниже) способствуют синтезу нейропептидов, укрепляя таким образом иммунную систему.

16.4.2. Дистресс и другие болезни

Стресс и уровень холестерина в крови. Повышенный уровень холестерина приводит к развитию атеросклеротических бляшек на стенках кровеносных сосудов, что вызывает нарушение кровотока (обычно его ухудшение). Следствием этого может быть возникновение инсультов и инфарктов. Принято считать, что причин повышенного содержания холестерина в крови может быть несколько. В настоящее время показано, что одной из важных причин повышения уровня холестерина является повышенный уровень стресса. Так, у бухгалтеров отмечался резко повышенный уровень холестерина тогда, когда им надо было выполнить большой объем работы в сжатые сроки — подготовить сводный отчет или сводки для налоговых органов. Тестирование студентов-медиков непосредственно перед и после выпускных экзаменов показывает, что у 20 из 21 обследованного студента уровень холестерина в сыворотке крови перед экзаменами, т. е. в стрессовой ситуации, повышен.

Артериальная гипертензия. Это повышенное и приносящее вред давление крови на стенки артерий. Причин повышенного давления тоже может быть несколько. Но не вызывает сомнения то, что действие стрессоров приводит к повышению давления.

Эмоциогенные стрессоры рассматриваются как один из главных факторов в этиологии гипертензии. Поэтому образовательные программы для гипертоников предусматривают обучение методам управления уровнем стресса.

Инсульт и ишемическая болезнь сердца. Инсульт возникает в результате блокады кровотока или разрыва кровеносного сосуда в головном мозге, что вызывает недостаток кислорода и гибель нервных клеток. Результатом инсульта может быть паралич, нарушение речи, ухудшение моторных функций или смерть. Считается, что инсульт связан с высоким артериальным давлением, действием стрессоров и некоторых других причин.

Ишемическая болезнь сердца (ИБС) и ее связь с повышенным уровнем стресса объясняются повышенной активизацией стрессовых механизмов под влиянием стрессоров: учащение ритма сердца, повышение артериального давления, задержка жидкости в организме. Типичная жертва сердечного приступа — переутомленный, сильно загруженный работой бизнесмен с избыточной массой тела, сигаретой в зубах, снимающий напряжение с помощью спиртного. Был идентифицирован стиль поведения типа А, который наиболее часто встречается у людей, перенесших инфаркт. Обычно это люди агрессивные, тщеславные, нетерпеливые, враждебные, зависимые от оценки своей работы, занимающиеся одновременно несколькими делами сразу.

Окончательный вывод о причинах ИБС и инфаркта сделать пока невозможно. Можно утверждать, что одним из психосоциальных факторов развития ИБС является враждебность, которая влияет на развитие коронарного атеросклероза при сопутствующем изменении кардиоваскулярной реактивности, нестабильном артериальном давлении, повышении уровня катехоламинов и пролонгировании нейроэндокринных реакций, вызванных длительным действием стрессоров.

Психосоматическая болезнь затрагивает как психику, так и тело, а потому требует комплексного подхода к профилактике и лечению.

Таким образом, психосоматическая болезнь затрагивает как психику, так и тело, а потому требует комплексного подхода к профилактике и лечению. Психосоматическая болезнь психогенного происхождения (дистрессовое состояние) — это болезнь, вызванная действием измененной (под влиянием стрессоров) психики на функционирование организма (активность автономной нервной системы и гормональных механизмов). Стрессоры снижают эффективность работы иммунной системы путем уменьшения числа *Т*-лимфоцитов. В результате становятся более вероятными аллергические реакции, приступы астмы. Повышенный стрессовый уровень и дистресс усиливает мышечное напряжение и иммобилизацию мышц. Это приводит к головным болям, болям в спине, шее и плечах.

16.5. Сознательное управление уровнем стресса

Выше уже говорилось о том, что начальный этап действия стрессоров приводит к реакции организма на них на неосознаваемом уровне. Однако при дальнейшем действии стрессора происходит осознание его как опасного, повреждающего фактора, что сопровождается психическими и психосоматическими расстройствами. Однако деятельность автономной нервной и гормональной систем у людей, не подготовленных к этому, как правило, почти не поддается сознательному управлению. В то же время известно, что, *используя определенные техники, можно обучиться методикам, позволяющим сознательно регулировать уровень стрессового напряжения для предотвращения развития разрушительных дистрессовых состояний*.

16.5.1. Обучающие техники, применяемые для снятия дистрессовых явлений

Таких техник существует множество, их эффективность неодинакова, а степень освоения весьма проблематична. Поэтому остановимся только на некоторых методиках, которые легко усваиваются и оказываются эффективными не только для предотвращения развития дистресса, но и для лечения некоторых психических и психосоматических заболеваний без необходимости использования медикаментозных средств. Обычно говорят о правильном питании, витаминотерапии и вообще о формировании здорового образа жизни или об использовании специфических методик восточных единоборств. Об этом можно прочитать в многочисленной и доступной популярной литературе.

16.5.2. Релаксационные и психотерапевтические методики

Здесь речь пойдет о применении различных психотерапевтических и релаксационных методик. Любые типы психотерапии могут быть использованы с целью снятия психического напряжения и ненавязчивого изменения отношения клиента к действующему на него в данный момент стрессору, формирования сознательной установки на благоприятный результат. Хорошим дополнением к этому может быть использование плацебо-эффекта: у клиента формируется установка, что ему предлагают новый, очень эффективный противострессовый препарат. На са-

мом деле используется какое-то нейтральное вещество типа физиологического раствора. После формирования такой установки применение физраствора приводит к быстрому снятию дистрессовых проявлений и психологическому комфорту клиента.

Эффективно использование спиртовых растительных препаратов успокаивающего действия, например корвалола, который легко и быстро снимает такие симптомы, как бессонница, повышенная тревожность, тахикардия.

Релаксационные техники — медитация, аутогенная тренировка, прогрессивная релаксация, биологическая обратная связь и т. д. — применяются при наличии эмоционального возбуждения, вызванного действием стрессоров, и способны предотвратить развитие последующего заболевания. Релаксационные методики приводят к снижению темпа обмена веществ, уменьшению мышечного напряжения и содержания холестерина в крови, влияют на уровень артериального давления, частоту сердечных сокращений и другие физиологические параметры.

Медитация. В общих чертах, медитация — это упражнение для мозга, которое влияет на телесные процессы. Цель медитации — овладение собственным вниманием и контролем над ним для того, чтобы уметь концентрироваться на выбранном предмете, а не быть жертвой обстоятельств. Типы медитаций могут быть самыми разными. Например, тибетские буддисты в качестве объекта сосредоточения используют мантру — тихо повторяемые слова, а дзен-буддисты — медитации на подсчете вдохов и выдохов от одного до десяти с повторами. Независимо от типа медитации везде используется один или два приема: «раскрытие сознания» или концентрация внимания. Так как медитация очень популярна и легка в освоении, она является одной из наиболее изученных техник релаксаций. Известно, что при медитации можно контролировать частоту сердцебиения, снижать электрическую активность кожи, усиливать альфа-активность мозга. Медитация положительно сказывается на артериальном давлении, предотвращает психическое перенапряжение, устраняет болевые ощущения, снижает уровень кортизола. И вообще, люди, практикующие медитацию, лучше справляются с повышенными стрессовыми нагрузками, а их автономная нервная система более стабильна и сбалансированна. Такие люди менее тревожны: тревожность — будь то черта характера или состояние — снижается после некоторого времени занятий медитацией. Последняя также способствует позитивному восприятию стрессоров, улучшает сон, снижает силу страхов и фобий.

Аутогенная тренировка и визуализация. Самогипноз — основа релаксации методом аутогенной тренировки. Несмотря на то что и аутогенная тренировка, и медитация вызывают реакцию релаксации, достигается она разными способами. В процессе медитации расслабление тела осуществляется посредством сознания, а при аутогенной тренировке ощущение тепла и тяжести, возникающие при самогипнозе, используются для того, чтобы сначала расслабить тело, а затем передать это состояние расслабления в сознание путем визуализации. Аутогенная тренировка снижает частоту сердцебиения, мышечное напряжение, ритм дыхания и содержание холестерина, причем усиливаются альфа-активность мозга и кровоток к конечностям. Аутогенная тренировка была разработана для того, чтобы снижать тревожность, уменьшать подавленность и повышать сопротивляемость стрессовым нагрузкам.

Освоение аутогенной тренировкой требует много времени, высокой мотивации, самоконтроля, изоляции от внешней среды, сосредоточения. Первые стадии

аутогенной тренировки — концентрация на ощущении тяжести в конечностях, тепла в конечностях, а также на ощущениях тепла и тяжести в области сердца, регуляция дыхания, ощущение тепла в области живота и ощущение прохлады в области лба — требуют многомесячных тренировок и не всегда достижимы. Вторая ступень аутогенной тренировки — визуализация — воображение приятных, спокойных картинок для того, чтобы распространить расслабление, достигнутое телом, в сознание. Формы визуализации индивидуальны и могут быть использованы по желанию субъекта.

Прогрессивная релаксация. Это техника снижения нервно-мышечного напряжения. В отличие от аутогенной тренировки и медитации в процессе прогрессивной релаксации человек не впадает в гипнотическое состояние. Снижение мышечного напряжения достигается путем длительных тренировок по созданию напряжения и последующего расслабления групп мышц, при постепенном переходе от одной группы мышц к другой. Это позволяет людям лучше ощутить свои «мышечные зажимы». Вероятно, что сложность этой методики может быть скомпенсирована использованием лечебного массажа.

Биологическая обратная связь (БОС). БОС используется в регуляции состояния человека в экстремальных условиях трудовой деятельности (см. 18.7). Однако этот же метод может быть применен в сочетании с другими релаксационными методами для снижения повышенного стрессового состояния. Это прежде всего использование специального инструментария для отражения в сознании психофизиологических процессов, которые могут осознаваться человеком или протекать непроизвольно. В качестве такого инструментария обычно используется полиграфическая регистрация психофизиологических показателей в преобразованном виде, удобном для сознательного восприятия человеком. Например, при снятии ритмограммы на экране монитора появляется виртуальное пульсирующее сердечко. Поэтому БОС можно определить как процесс, в течение которого человек обучается оказывать определенное влияние на физиологические реакции, неподвластные произвольному контролю, и на реакции, которые можно легко регулировать, но процесс их регуляции нарушен в результате сильного или длительного стрессового воздействия.

БОС состоит из нескольких фаз: измерения физиологического параметра, перевода результатов измерения в понятную форму и обратной связи — передачи полученной информации человеку, обучающемуся контролировать процессы в своем организме. Измерение показателей и перевод их в понятную форму осуществляется с помощью полиграфической установки и соответствующего программного продукта, что позволяет ознакомить человека с ощущением расслабления и его физиологическими коррелятами. Обучившись правилам релаксации, человек сможет в дальнейшем конструктивно реагировать на действие стрессоров. Приборы БОС могут отражать степень овладения релаксационной техникой. БОС позволяет выделить образы, возникающие при визуализации и позволяющие человеку расслабляться.

Прежде чем использовать БОС на практике, надо было доказать, что те процессы, которые ранее считались непроизвольными, можно подчинить произвольному контролю. Было доказано, что человек способен изменять ритм сердцебиения, электропроводимость кожи, менять диаметр кровеносных сосудов и волновую ак-

тивность мозга. Кроме этого, с помощью БОС можно регулировать мышечное напряжение, артериальное давление и ряд других параметров.

Эффективность БОС резко возрастает, когда обучающийся человек использует при этом релаксационные методики. Например, очень эффективно использовать методику дзен-терапии и метод визуализации приятных ассоциаций. До сих пор не вполне ясны психофизиологические механизмы воздействия сознания на протекание физиологических процессов в организме человека, но то, что люди умеют это делать, не вызывает сомнения.

БОС свидетельствует о том, что наше поведение, как и наша физиология, в достаточной мере зависит от нас самих.

Основным преимуществом использования БОС является объективное доказательство того, что мы умеем контролировать себя в большей степени, чем думаем. БОС показывает, что наше поведение, как и наша физиология, в достаточной мере зависит от нас самих.

БОС используется для улучшения психического и соматического здоровья людей: для успокоения детей с синдромом дефицита внимания и гиперактивностью, в борьбе с бессонницей, при лечении дистонии, мигреней и головных болей. БОС очень эффективна при лечении пограничных состояний, других психических расстройств и психосоматических заболеваний. Фобии, тревожность, бессонница, алкоголизм и депрессии достаточно хорошо излечиваются с помощью БОС.

Существует множество техник, помимо релаксационных, аутогенной тренировки, прогрессирующей релаксации и БОС, которые оказывают хорошее расслабляющее действие. Среди них — диафрагмальное дыхание, массаж и акупрессура, йога, музыка и некоторые другие.

* * *

Таким образом, можно выдвинуть несколько утверждений о механизмах начальных этапов развития стрессовой реакции и возникновения дистресса.

1. Стресс по феноменологии, развитию, механизмам и роли его в адаптивных реакциях организма отличается от дистресса (в литературе его часто называют стрессом, используя при этом то или иное прилагательное), эмоций, функциональных состояний.

Стресс по феноменологии, развитию, механизмам и роли его в адаптивных реакциях организма отличается от дистресса, эмоций, функциональных состояний.

2. Стресс протекает на неосознаваемом уровне, но последующее поведение может модулироваться после оценки мозгом стрессогенности фактора среды, возникновения эмоциональной реакции и принятия решения о необходимой стратегии.
3. Включение стрессовых механизмов осуществляется активностью соответствующих анализаторов, воздействующих нейрогенным путем на нейроны паравентрикулярного ядра гипоталамуса, содержащиего большое число адреночувствительных нейронов, а через него — и на голубое пятно заднего мозга. Последние структуры, выделяя гормоны типа дофамина, адреналина и норадреналина, воздействуют на нейроны гипоталамуса, усиливают выделение рилизинг-факторов и одновременно тонизируют кору. Это приводит к изменению внутриполушарных нейрональных отношений. Гипоталамус нейрогенно влияет

на лимбические структуры, вызывая эмоцию тревоги, и одновременно активирует симпатический отдел вегетативной нервной системы. В этих же временных рамках происходит осознание ситуации и принятие решения о необходимых действиях.Чуть раньше кортиколиберины гипоталамуса запускают продукцию гормонов гипофизом и надпочечниками, которые по принципу сервомеханизма регулируют активность заинтересованных желез внутренней секреции. Кортикостероиды способствуют превращению норадреналина в адреналин.

4. Стероиды (кортизол) воздействуют не только на активность гипофиза и гипоталамуса, но и гуморально, проходя через ослабленный стрессорами гематоэнцефалический барьер, и начинают действовать на все корковые и подкорковые структуры мозга. При этом следует помнить, что период полураспада этих гормонов может продолжаться до нескольких часов и даже дней. К тому же они относятся к гормонам, имеющим прямой доступ к геному нейронов, и способны менять его активность. Все это может создавать условия для возникновения хронического стресса даже после окончания действия стрессоров, без необходимости постулирования порочных гипоталамо-лимбико-ретикулярных кругов.
5. Зная о фармакологических эффектах стероидов, о возможности их прямого действия на геном человека, можно предполагать, что их свободная циркуляция длительное время или высокая концентрация в организме становятся прямой причиной многих психосоматических заболеваний.
6. Сильное или длительное действие стрессоров приводит к развитию дистрессовых состояний. Это прежде всего различные психические нарушения (неврозы, депрессии и т. д.) и психосоматические заболевания (инфаркты и инсульты).
7. Коррекция дистрессовых состояний может быть только комплексной. Она включает в себя как медикаментозное лечение, использование психотерапевтических методик, так и применение БОС с одновременным обучением различным техникам релаксации. Использование таких техник позволит в дальнейшем применять их для предотвращения развития дистрессовых нарушений при действии новых стрессоров. Обучение с помощью БОС методикам сознательного управления обычно неосознаваемыми процессами повышает самооценку людей и их стрессоустойчивость в различных жизненных ситуациях.

Коррекция дистрессовых состояний может быть только комплексной.

Дополнительная литература

Гринберг Д. Управление стрессом. СПб.: Питер, 2002.
Селье Г. Стресс без дистресса. М.: Прогресс, 1979.
Лазарус Р. Теория стресса и психофизиологические исследования. Л.: Наука, 1970.

Глава 17
ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

17.1. Концепция свойств нервной системы

Проблема **индивидуально-психологических различий** между людьми всегда рассматривалась в отечественной психологии как одна из фундаментальных. Наибольший вклад в разработку этой проблемы внесли Б. М. Теплов и В. Д. Небылицын, а также их коллеги и ученики. Подавляющее большинство работ отечественных исследователей по данной проблеме было выполнено в рамках единой методологии, интегрирующей представления об основных уровнях организации индивидуальности. Теоретическая и методологическая целостность этих работ была особенно отчетливо заметна на фоне необозримого количества исследований по этой проблематике, проведенных в мировой психологии. Именно поэтому в данной главе рассматриваются главным образом работы отечественных дифференциальных психофизиологов, оказавших наибольшее влияние на развитие теоретических и методологических оснований психологии индивидуальных различий.

В качестве теоретической основы исследований в дифференциальной психологии выступала концепция **свойств нервной системы**, разработанная И. П. Павловым. Данная концепция была подвергнута анализу рядом авторов как в нашей стране, так и за рубежом. Рассмотрим некоторые наиболее существенные аспекты этой концепции, важные для понимания развития исследований в области индивидуально-психологических различий.

Главное назначение концепции свойств нервной системы состояло в том, что она должна была объяснить интериндивидуальные вариации в динамике поведения.

Главным аспектом концепции свойств нервной системы в том виде, в каком она была представлена И. П. Павловым, является то, что они не могут рассматриваться как эндогенная часть павловской теории высшей нервной деятельности (ВНД). Индивидуальные особенности организации поведения могли быть объяснены в рамках теории ВНД И. П. Павлова путем анализа индивидуальной истории функциональных межрефлекторных взаимоотношений. Однако вместо этого было введено и использовано понятие элементарных характеристик нервной ткани (клеток), экзогенных по отношению к сущности организации поведения. Это очень четко было определено И. П. Павловым для **силы нервной системы** — базового свойства в его классификации. И. П. Павлов предположил, что сила нервной системы непосредственно связана с индивидуальным уровнем содержания гипотетического «возбудимого вещества». Так, понятие свойства нервной системы было интерпретировано в терминах нейрофизиологической (нейрохимической) характеристики, относительно независи-

мой от высших механизмов функционирования нервной системы (по Павлову — механизмов условных рефлексов).

Данная особенность концепции свойств нервной системы сделала возможным использование объяснительной ее силы при рассмотрении проблемы индивидуально-психологических различий (несмотря на изменения в представлениях об организации поведения). Главное назначение концепции свойств нервной системы состояло в том, что она должна была объяснить интериндивидуальные вариации в динамике поведения, но не его механизмы. Другая немаловажная особенность концепции свойств нервной системы состояла в их чисто дименсиональной (от слова *dimension* — измерение) природе, т. е. свойства нервной системы могли быть соотнесены с любым измеримым (непрерывным или дискретным) индивидуальным параметром, а не только с некоторыми типами поведения (например, с павловскими типами). Концепция свойств нервной системы сыграла решающую роль в развитии исследований индивидуально-психологических особенностей поведения, несмотря на существенные различия в теоретических и методологических основах для его анализа, разработанных разными авторами.

Три основных класса подходов к исследованию индивидуально-психологических различий: первый класс исходит из **моделей мозга** (нервной системы), второй класс — из **моделей поведения**, третий класс относится к **моделям человека**.

Упрощая до некоторой степени особенности различных теоретических схем, можно выделить по крайней мере три основных класса подходов к исследованию индивидуально-психологических различий. Первый класс исходит из **моделей мозга** (нервной системы). К этому первому классу принадлежит (главным образом) подход Б. М. Теплова и В. Д. Небылицына. Второй класс исходит из **моделей поведения**. Исследования П. В. Симонова, а также выполненные в последние годы работы В. М. Русалова могут быть отнесены к этому классу. Наконец, третий класс относится к **моделям человека**. К данному классу принадлежат исследования В. С. Мерлина. Безусловно, необходимо принимать во внимание то, что эти три класса подходов к исследованию индивидуально-психологических различий тесно взаимодействуют. Однако дифференциация этих трех классов является обоснованной для лучшего понимания сущности исследований, проводимых различными группами ученых и научными школами в отечественной психологии индивидуальных различий.

Наиболее развитая отечественная школа дифференциальной психофизиологии была основана Б. М. Тепловым и В. Д. Небылицыным. Сам термин «дифференциальная психофизиология» был впервые использован В. Д. Небылицыным в 1963 г. для обозначения мультидисциплинарной области психологии, которая образовалась на пересечении физиологии высшей нервной деятельности (и нейрофизиологии) и дифференциальной психологии (психологии индивидуальных различий). Эта дисциплина была сфокусирована на изучении механизмов детерминации индивидуально-психологических различий (в том числе различий в темпераменте и способностях) особенностями нейродинамической организации индивидуальности. До настоящего времени представители этой школы, а также их последователи и ученики составляют наиболее влиятельную в России группу психологов, которые имеют дело с проблемой природы индивидуальных психологических различий.

Ключевой концепцией, которая использовалась почти всеми членами этой группы, являлось и является понятие свойства нервной системы. Данное понятие определяется в терминах базисных (нейрофизиологических) аспектов функционирования мозга. Это стало особенно очевидным, когда В. Д. Небылицын начал использовать *электроэнцефалограмму* (ЭЭГ; см. главу 2) для диагностики свойств нервной системы. Основные усилия исследователей были направлены на анализ различных аспектов природы свойств нервной системы, а также их психологических проявлений.

Темперамент и задатки способностей определяются свойствами нервной системы.

Другое важное понятие, которое было использовано членами данной группы (как и другими дифференциальными психологами), касается релевантного психологического проявления свойств нервной системы. Согласно Б. М. Теплову, свойства нервной системы проявляют себя, прежде всего и преимущественно, в динамическом (или формально-динамическом) аспекте поведения (скорость, темп, напряженность, вариабельность и т. д.) и в меньшей степени обнаруживаются в содержательных аспектах деятельности (побуждения, мотивы, цели, знания и т. д.). Различие между этими аспектами поведения и деятельности впервые было определено С. Л. Рубинштейном. Согласно С. Л. Рубинштейну, **темперамент** — это динамическая характеристика психической деятельности личности. Б. М. Теплов был полностью согласен с С. Л. Рубинштейном в вопросе о динамической природе темперамента и предпосылок **способностей** (общих и специальных) — двух основных компонентов структуры индивидуально-психологических различий. Он сформулировал предположение о том, что темперамент и задатки способностей определяются свойствами нервной системы. Б. М. Теплов предложил трехфакторную структуру темперамента, которая состоит из следующих компонентов: 1) эмоциональная возбудимость; 2) выражение эмоций; 3) общая быстрота движений. При этом Б. М. Теплов отмечал, что достаточные основания для синтеза имеющегося знания относительно психодинамических и нейродинамических характеристик темперамента еще не определены. Он предупреждал о возможности ошибочного отождествления психологических характеристик и свойств нервной системы в определении темперамента.

В качестве общих свойств нервной системы следует рассматривать физиологические параметры комплексов мозговых структур, которые имеют значение для целостной психической деятельности индивида и детерминируют проявления **общеличностных характеристик индивидуально-**

Важный шаг в развитии исследований индивидуально-психологических различий сделал ученик Б. М. Теплова — В. Д. Небылицын. Он внес значительный вклад в разработку концепции свойств нервной системы. В. Д. Небылицын предложил понятие **общих свойств нервной системы**, которые являются детерминантами индивидуальных особенностей поведения в наиболее общих его проявлениях и чертах. Согласно гипотезе В. Д. Небылицына, в качестве общих свойств нервной системы следует рассматривать физиологические параметры комплексов мозговых структур, которые имеют значение для целостной психической деятельности индивида и детерминируют проявления **общеличностных характеристик индивидуальности**. В качестве одной из основных он рассматривал темперамент, который (наряду с общими способностями) выступал для него одним из важнейших референтов при выделении показателей общих

свойств нервной системы. Исходя из представлений Б. М. Теплова, В. Д. Небылицын предложил новое, более структурированное определение темперамента. Он подчеркнул, что темперамент является важнейшим компонентом организации индивидуальности, который характеризует динамику индивидуального поведения. В. Д. Небылицын различал два главных ортогональных параметра в структуре темперамента: общую активность и эмоциональность.

В. Д. Небылицын различал два главных ортогональных параметра в структуре темперамента: **общую активность** и **эмоциональность**.

Общая **активность**, выступающая в качестве одного из внутренних условий деятельности, обусловливает «...внутреннюю потребность, тенденцию индивида к эффективному освоению внешней действительности, к самовыражению относительно внешнего мира» [Небылицын, 1976, с. 251]. В. Д. Небылицын выделил три уровня (или аспекта) в этом индивидуальном измерении — *моторный*, *интеллектуальный* и *социальный*, — различия между которыми определяются спецификой поведенческой реализации данной тенденции. Общая активность, согласно В. Д. Небылицыну, объединяет такие индивидуальные качества, которые соответствуют понятию формально-динамических особенностей личности, образующих континуум от «...инертности и пассивного созерцательства... до высших степеней энергии» [Небылицын, 1976, с. 178].

Под **эмоциональностью** В. Д. Небылицын понимал целый комплекс качеств, «...описывающих динамику возникновения, протекания и прекращения различных эмоциональных состояний» [Небылицын, 1976, с. 251]. В. Д. Небылицын отмечал, что, по сравнению с другими компонентами темперамента, эмоциональность представляет собой более сложную и неоднородную структуру. Он выделял три аспекта эмоциональности: *впечатлительность (эмоциональную чувствительность), импульсивность и эмоциональную лабильность*. Впечатлительность (эмоциональная чувствительность) выражает эмоциональную восприимчивость индивида, его чувствительность к эмоциогенным стимулам (или ситуациям). Импульсивность отражает, насколько легко трансформируются эмоции в побуждение (мотив) к действиям без их предварительного обдумывания. Эмоциональная лабильность характеризует скорость перехода от одного эмоционального состояния к другому.

Обсуждая проблему физиологических основ структуры темперамента, В. Д. Небылицын предположил, что индивидуальные характеристики активности как черты темперамента связаны с особенностями лобно-ретикулярного комплекса мозговых структур, тогда как параметры эмоциональности детерминируются лобно-лимбической системой мозга. Принимая во внимание функциональную специфичность систем мозга, В. Д. Небылицын предложил структурно-системный подход к анализу физиологических факторов человеческого поведения. Он объединил этот подход с предположением, согласно которому свойства нервной системы имеют многоуровневую организацию, и выделил два главных уровня: уровень *нервных элементов (нейронов)* и уровень *структурных комплексов мозга*.

Согласно В. Д. Небылицыну, роль и проявление одного и того же свойства нервной системы на разных уровнях могут быть совершенно различными. При этом, как он отмечал, наиболее общие формально-динамические характеристики индивидуального поведения (включая свойства темперамента) связаны преиму-

щественно с более высоким уровнем комплексов мозга. В. Д. Небылицын полагал, что решающую роль в детерминации особенностей темперамента играют комплексы, ведущей составной частью которых является *лобная кора*. В то же время, имея в виду идеи П. К. Анохина, В. Д. Небылицын отмечал, что эти комплексы не могут существовать и функционировать изолированно друг от друга и от других систем мозга. Экспериментальные данные, которые были получены В. Д. Небылицыным и его коллегами с использованием *ЭЭГ-показателей*, продемонстрировали не только различия между разными областями мозга, но также их сходство. Важно отметить, что коллегами Б. М. Теплова и В. Д. Небылицына, наряду с темпераментом, были изучены также и другие целостные характеристики индивидуальности. Разрабатывая проблему опосредующего звена между физиологическими параметрами и характеристиками индивидуальности, Н. С. Лейтес предложил структуру общих способностей, которая включает два компонента: **активность** и **саморегуляцию**. Активность рассматривалась как общая часть в двух динамических структурах — темпераменте и способностях — и представляла собой наиболее общий параметр индивидуальности.

17.2. Общие свойства нервной системы и целостные формально-динамические характеристики индивидуальности

Для экспериментальной проверки развиваемых представлений о свойствах нервной системы и их психологических проявлениях В. Д. Небылицын с сотрудниками провел исследование физиологических основ интеллектуальной и психомоторной активности. Параметры интеллектуальной и психомоторной активности оценивались при помощи простых экспериментальных показателей, которые характеризовали: 1) индивидуальный темп действий; 2) склонность индивида к разнообразию действий и 3) потребность индивида в напряженной деятельности. В этом исследовании было обнаружено, что все параметры активности (как интеллектуальной, так и психомоторной) коррелировали преимущественно с ЭЭГ-индикаторами активации в передних областях головного мозга. Таким образом, гипотеза о роли передних областей мозга в детерминации индивидуальных различий в активности была подкреплена эмпирическими данными.

Один из ближайших коллег В. Д. Небылицына, дифференциальный психофизиолог В. М. Русалов, начал свои исследования с анализа структуры телесной конституции и ее взаимоотношений с общей чувствительностью, которая оценивалась по показателям слуховых, зрительных и тактильных абсолютных порогов. Общая чувствительность рассматривалась В. М. Русаловым как формально-динамический (психодинамический) параметр индивидуальности, не относящийся к темпераменту. Он обнаружил значимые корреляции между различными показателями абсолютных порогов и выявил довольно слабые связи между чувствительностью и индикаторами соматотипа.

В начале 1970-х гг. В. М. Русалов обратился к проблеме общих свойств нервной системы — одной из самых сложных проблем в дифференциальной психофизиологии. Как и другие представители школы Б. М. Теплова — В. Д. Небылицына, он пытался решить эту проблему путем выделения таких электрофизиологиче-

ских параметров, которые коррелируют в разных областях мозга при различных видах стимуляции. Применив индексы **вариабельности вызванных потенциалов (ВП)**, В. М. Русалов предложил индикатор стохастичности нейронных сетей в качестве общего свойства нервной системы. Он предположил, что данное свойство может быть рассмотрено в качестве основы **пластичности** индивидуального поведения. Экспериментальные результаты показали наличие положительной корреляции между вариабельностью ВП и пластичностью поведения при прогнозировании событий в случайной среде [Русалов, 1979].

Основываясь на идеях В. Д. Небылицына и П. К. Анохина (см. главу 14), В. М. Русалов предложил концепцию *трехуровневой структуры* свойств нервной системы. В дополнение к уровням, предложенным В. Д. Небылицыным (уровень нейронов и уровень комплексов структур мозга), В. М. Русалов ввел третий уровень — свойств целого мозга, отражающих функциональные параметры интеграции нервных процессов в целом мозге. Он отмечал, что третий уровень является наиболее важным для анализа физиологических основ индивидуальных различий в формально-динамических параметрах поведения (включая особенности темперамента и общих способностей).

Проанализировав структуру корреляций между спектральными параметрами ЭЭГ с использованием метода главных компонент, В. М. Русалов и М. В. Бодунов выделили четыре общемозговых ЭЭГ-фактора: Ф-1 — энергия медленных ритмов (дельта и тета); Ф-2 — частота медленных ритмов (дельта и тета); Ф-3 — энергия и частота быстрых ритмов (бета-2) и Ф-4 — пространственно-временная синхронизация и когерентность биоэлектрической активности мозга. Эти общемозговые ЭЭГ-факторы характеризовали, с одной стороны, особенности межцентральных отношений в коре головного мозга, а с другой — различные аспекты **активации нервной системы** в целом. Согласно предположению В. М. Русалова, данные общемозговые факторы рассматривались как параметры свойств нервной системы третьего уровня, играющего ведущую роль в детерминации целостных характеристик индивидуальности (включая особенности темперамента и общих способностей).

Активность как характеристика темперамента выступала в качестве основного объекта исследований М. В. Бодунова. Эти исследования были основаны на предположении В. Д. Небылицына, согласно которому поиск физиологических детерминант интегральных характеристик индивидуальности (в том числе активности) представляет собой наиболее эффективный путь к решению проблемы интегративных параметров мозга, функционирующего как целое.

В предшествующих работах, посвященных активности, А. И. Крупновым и В. Д. Мозговым были проанализированы разные уровни активности (интеллектуальной и психомоторной) изолированно друг от друга. Более того, активность рассматривалась упрощенно как синдром ряда индексов и оценивалась суммарно по совокупности характеристик скорости, разнообразию и напряженности совершаемых действий. М. В. Бодунов высказал предположение об относительной независимости основных динамических аспектов данного параметра, обусловленной его многомерной природой. Индивидуально устойчивые особенности трех главных аспектов активности — *индивидуальный темп, склонность к напряженной деятельности* и *тенденция к разнообразию действий* — количественно оценивались при помощи специальных экспериментальных процедур в психомоторной

и интеллектуальной сферах. Результаты анализа взаимосвязей между индексами активности при помощи метода главных компонент (*Varimax*-вращение) показали относительную независимость основных аспектов активности. Были выявлены следующие **факторы** динамической стороны интеллектуальной активности: *скоростной*, лежащий в основе индивидуального темпа умственной деятельности; *эргический* (от греч. *ergon* — работа), характеризующий склонность к напряженной деятельности, и *вариационный*, проявляющийся в тенденции к разнообразию и новизне. В психомоторной активности было выделено два фактора — скоростной и эргический. В целом результаты показали, что выявленные факторы активности являются устойчивыми, линейно независимыми измерениями активности как характеристики темперамента.

Показатели выделенных факторов активности были сопоставлены с общемозговыми ЭЭГ-параметрами, отражающими различные аспекты активации нервной системы, а также особенности пространственно-временной синхронизации ЭЭГ-процессов в разных областях мозга. Было обнаружено, что индикаторы скоростного аспекта интеллектуальной активности (как и некоторые сложные психомоторные показатели, например скорость письма) положительно коррелируют с фактором пространственно-временной синхронизации ЭЭГ-процессов в разных областях мозга (Ф-4). Эргический аспект интеллектуальной и психомоторной активности отрицательно коррелировал с энергией (выраженностью) медленных ритмов ЭЭГ (Ф-1). Когда мы говорим об энергии медленных ритмов ЭЭГ, мы имеем в виду выраженность положительной корреляции с частотой медленных ритмов ЭЭГ-колебаний менее 8 в секунду. Разные ритмы ЭЭГ можно сравнить со звуками в музыкальном произведении (медленные ритмы можно сопоставить с низкими звуками, а быстрые — с высокими). При таком сравнении энергия ритмов ЭЭГ будет соответствовать громкости звуков. Скоростной аспект психомоторной активности был негативно связан с частотой медленных ритмов ЭЭГ (Ф-3). Наконец, вариационный аспект активности (это такая характеристика темперамента, которая связана со склонностью к разнообразию действий, к изменению способов совершения действий, к частым переключениям с одной деятельности на другую, иными словами, это пластичность поведения) обнаружил положительную корреляцию с частотой медленных ритмов ЭЭГ.

Общие факторы ЭЭГ отражают существенные параметры интегративной деятельности мозга, которые оказывают влияние на особенности проявления активности как важнейшей характеристики индивидуальности.

Результаты позволили сделать вывод о том, что общие факторы ЭЭГ отражают существенные параметры интегративной деятельности мозга, которые оказывают влияние на особенности проявления активности как важнейшей характеристики индивидуальности. На основе допущения, согласно которому межличностная изменчивость целостных свойств индивидуальности (включая активность как компонент темперамента и общих способностей) преимущественно определяется фундаментальными характеристиками функционирования головного мозга, выделенные ЭЭГ-факторы были рассмотрены как индикаторы гипотетических общих свойств нервной системы в целом.

Проблема взаимоотношений между формально-динамическими аспектами активности как свойства темперамента и индивидуального уровня активации как одного из общих свойств нервной системы была проанализирована в исследова-

ниях Н. С. Лейтеса, Э. А. Голубевой и Б. Р. Кадырова. Свойство активации нервной системы оценивалось при помощи двух показателей: частоты альфа-ритма и энергии вторых гармоник в реакции навязывания ритма на частоте 6 Гц при световой стимуляции. Реакция навязывания ритма проявляется в усилении ритмической составляющей ЭЭГ, частота которой совпадает с частотой ритмической сенсорной стимуляции (чаще используются серии световых вспышек или звуковых щелчков). Было обнаружено, что кроме синхронных со стимулами ритмов ЭЭГ происходит усиление выраженности ритмов, имеющих частоту, кратную частоте сенсорной стимуляции. Если частота ритма ЭЭГ ровно в 2 раза выше частоты стимуляции, то говорят о второй гармонике в реакции навязывания ритма. Оказалось, что выраженность (или энергия) второй гармоники является очень информативным показателем в изучении свойств нервной системы человека. Для измерения динамических характеристик умственной активности были использованы специальные экспериментальные процедуры. Была выявлена тесная взаимосвязь между параметрами умственной активности, с одной стороны, и показателями активации нервной системы, с другой. Для всех параметров активности более высокие значения были обнаружены в группе испытуемых с высокими оценками индикаторов активации нервной системы. В то же время было обнаружено, что низко активированная группа испытуемых характеризовалась более высоким уровнем интеллектуальной активности, чем группа испытуемых с промежуточными значениями уровня активации. Было высказано предположение о том, что низкая активированность нервной системы может приводить к компенсаторному повышению уровня активности как характеристики индивидуальности.

Исследование активности получило дальнейшее развитие в работах А. И. Крупнова и его коллег. А. И. Крупнов был первым среди отечественных дифференциальных психофизиологов, кто включил в анализ коммуникативный аспект активности (наряду с интеллектуальным и психомоторным аспектами). Используя специально разработанную программу наблюдения за социальным поведением испытуемого, А. И. Крупнов смог оценить проявления **коммуникативной активности** по следующим показателям: потребность в социальных контактах, коммуникативная инициатива, устойчивость социальных контактов и количества партнеров в социальном поведении. Было обнаружено, что все индексы (кроме устойчивости социальных контактов) коррелировали друг с другом. А. И. Крупнов высказал предположение, что устойчивость общения (стабильность социальных контактов) более тесно связана с содержательным аспектом активности, чем с ее динамическим аспектом.

Факторный анализ корреляций между интеллектуальными, психомоторными и коммуникативными индикаторами активности не выявил факторов, объединяющих показатели разных сфер, — т. е. три сферы проявления активности формировали самостоятельные группы признаков. А. И. Крупнов пришел к выводу о том, что три аспекта проявления активности (психомоторный, интеллектуальный и коммуникативный) относительно независимы друг от друга. Их совместное действие обеспечивает оптимальный уровень взаимодействия индивида с окружающей его средой.

Кроме того, А. И. Крупнов внес также вклад в разработку проблемы отношений между параметрами активности и эмоциональности. В отечественной психологической литературе имелись две гипотезы относительно их взаимосвязей.

Первая была предложена В. Д. Небылицыным. Он полагал, что активность и эмоциональность — это независимые параметры в структуре темперамента. Вторая была сформулирована А. Е. Ольшанниковой, которая считала, что эти параметры темперамента взаимодействуют друг с другом. А. И. Крупнов использовал методы оценки особенностей эмоциональности, которые были разработаны А. Е. Ольшанниковой и ее коллегами. Эти методы позволяли оценивать проявление трех основных эмоций: гнева, радости и страха. Наибольшее количество значимых корреляций было обнаружено, с одной стороны, между параметрами активности в разных сферах, а с другой — между параметрами интенсивности эмоции радости. При этом выраженность данной эмоции отрицательно коррелировала с параметрами психомоторной активности и положительно — с некоторыми индикаторами коммуникативной активности. Динамические характеристики интеллектуальной активности коррелировали с интенсивностью эмоции радости положительно в случае индикаторов интенсивности интеллектуальных операций и отрицательно — в случае вариативности интеллектуальных действий. Преобладание эмоции страха коррелировало отрицательно с индикаторами коммуникативной активности и положительно — с вариабельностью психомоторных и интеллектуальных операций. Сходные результаты были получены в случае эмоции гнева. В целом результаты продемонстрировали существование тесных и довольно сложных взаимоотношений между формальными характеристиками основных эмоций и проявлениями активности как свойства темперамента.

17.3. Интегральная индивидуальность и ее структура

Подход, который разрабатывался В. С. Мерлиным, составил основу развития оригинальной школы по изучению природы темперамента. Исходные положения, на которых базировался данный подход, были весьма близки к теоретическим позициям группы Теплова — Небылицына: обе школы рассматривали в качестве центральной проблему влияния свойств нервной системы (и ее типов) на индивидуально-психологические различия между людьми. Однако психологические проблемы описания и диагностики темперамента со временем начали преобладать в работах В. С. Мерлина и его коллег. Нужно отметить, что группа В. С. Мерлина не находилась в оппозиции к школе Теплова — Небылицына. Напротив, эти две школы взаимно дополняли друг друга. При этом следует признать, что линия исследований, проводимых в школе Теплова — Небылицына, может рассматриваться как более фундаментальная, поскольку она ориентирована на исследование свойств нервной системы, выступающих в качестве важнейших детерминант формально-динамических особенностей поведения человека (включая его темперамент).

Подобно Б. М. Теплову и В. Д. Небылицыну, В. С. Мерлин рассматривал темперамент как структуру, относящуюся к формально-динамическому аспекту индивидуального поведения, относительно независимому от его содержательного аспекта. Однако в отличие от представителей школы Теплова — Небылицына он сосредоточил внимание не на отдельных измерениях темперамента, а на целых комплексах его свойств. Сравнивая свою концепцию с идиографическим подходом к исследованию личности, В. С. Мерлин определял эту концепцию как «инте-

гральную теорию индивидуальности», подчеркивая таким образом, что понятие индивидуальности интегрирует в себе всю совокупность свойств человека.

Основываясь на принципах системного анализа, В. С. Мерлин различал следующие уровни в структуре индивидуальности: 1) биохимический; 2) соматический; 3) нейродинамический (свойства нервной системы); 4) психодинамический (темперамент); 5) свойства личности; 6) социальные роли. Структура этих уровней и взаимоотношения между ними составили главный предмет исследований В. С. Мерлина и его коллег. Это представляет собой главное основание, которое позволило нам отнести подход В. С. Мерлина к классу концепций индивидуальности, базирующихся на модели человека. В случае теории индивидуальности В. С. Мерлина такая модель включает систему разных характеристик, связанных друг с другом различными типами отношений. В. С. Мерлин полагал, что свойства и характеристики разных уровней связаны друг с другом посредством многомногозначных отношений, т. е. свойство одного уровня может быть связано со многими свойствами другого уровня и наоборот.

В структуре темперамента В. С. Мерлин различал следующие ортогональные измерения: 1) экстраверсию; 2) психодинамическую тревожность; 3) реактивность; 4) импульсивность; 5) активность; 6) эмоциональную устойчивость; 7) эмоциональную возбудимость и 8) ригидность. В. С. Мерлин и его коллеги разработали серию экспериментальных процедур для оценивания этих характеристик темперамента.

Взаимоотношения между перечисленными ранее измерениями темперамента с использованием различных моделей связей были изучены В. В. Белоусом — учеником и коллегой В. С. Мерлина. В. В. Белоус выявил криволинейную (U-образную) связь между многими измерениями темперамента (например, между эмоциональной возбудимостью и экстраверсией, а также между эмоциональной возбудимостью и ригидностью) и обозначил данный тип взаимосвязи между характеристиками темперамента термином «инвариант». Он полагал, что этот тип взаимоотношений имеет компенсаторную природу.

17.4. Индивидуальные особенности поведения у животных

Важная тенденция, которая сформировалась в разработке проблемы природы индивидуально-психологических различий после Б. М. Теплова и В. Д. Небылицына и была основана на модели поведения, представлена работами П. В. Симонова. Главный компонент модели поведения, использованной П. В. Симоновым, был связан с разработанной им информационной *теорией эмоций* (см. главу 7). Согласно данной теории, эмоция является результатом взаимодействия двух факторов: силы и качества действующей потребности (мотива) и субъективной оценки возможности (вероятности) удовлетворения этой потребности. Поведение представляет собой форму активности, изменяющей вероятность и продолжительность контактов субъекта с внешним объектом, который может удовлетворить потребность индивида.

Поведение представляет собой форму активности, изменяющей вероятность и продолжительность контактов субъекта с внешним объектом, который может удовлетворить потребность индивида.

П. В. Симонов указывает на специфику разных структур мозга (лобной коры, гиппокампа, амигдалы и гипоталамуса) в организации поведения. Он отмечает, что особенности взаимодействия между этими структурами в процессе организации поведения могут непосредственно относиться к темпераменту. В своих экспериментах П. В. Симонов оценивал поведенческие индикаторы экстраверсии и нейротизма у крыс и исследовал влияние экспериментальных поражений разных структур мозга на эти индикаторы. На основе всей совокупности полученных результатов П. В. Симонов высказал предположение, согласно которому индивидуальные особенности взаимодействия между «информационной» (лобная кора — гиппокамп) и «мотивационной» (амигдала — гипоталамус) системой образуют основу для такого параметра индивидуальности, как экстраверсия — интроверсия. Взаимоотношение между другими двумя системами (лобная кора — гипоталамус, с одной стороны, и амигдала — гиппокамп — с другой) определяет иной параметр индивидуального поведения — нейротизм — эмоциональная устойчивость. П. В. Симонов отмечал, что в рамках разработанных им представлений павловская сила нервной системы соответствует не экстраверсии, а эмоциональной устойчивости.

Индивидуальные особенности взаимодействия между «информационной» (лобная кора — гиппокамп) и «мотивационной» (амигдала — гипоталамус) системами образуют основу для такого параметра индивидуальности, как экстраверсия — интроверсия. Взаимоотношение между другими двумя системами (лобная кора — гипоталамус, с одной стороны, и амигдала — гиппокамп — с другой) определяет иной параметр индивидуального поведения — нейротизм — эмоциональная устойчивость.

17.5. Интеграция знаний об индивидуальности

В конце 1980-х гг. с целью формирования новой стратегии исследования природы индивидуально-психологических различий между людьми В. М. Русалов разработал методику опросного типа для оценки ведущих параметров темперамента — «Опросник структуры темперамента» (ОСТ). В качестве теоретической основы данной разработки В. М. Русалов использовал концепцию системной организации деятельности мозга, предложенную П. К. Анохиным. В соответствии с этой концепцией поведение человека, являясь результатом взаимодействия между организмом и средой, представляет собой последовательность (континуум) поведенческих актов. Каждый такой акт организуется и осуществляется как система, состоящая из четырех блоков: 1) афферентный синтез; 2) принятие решения (формирование программы и акцептора результата действия); 3) реализация действия и 4) обратная связь, обеспечивающая сличение предвиденных и реальных параметров результата. Эти блоки образуют универсальную функциональную метасистему, которая лежит в основе любого действия и поведенческого акта (подробнее см. главу 14).

В. М. Русалов предположил, что существование четырехступенчатой внутренней структуры функциональной системы действия (поведенческого акта) может обусловливать наличие четырех фундаментальных параметров формальной организации индивидуального поведения человека. Первый параметр может характеризовать широту афферентного синтеза и связан с уровнем напряженности взаимодействия организма со средой; второй параметр отражает легкость переклю-

чения с одной программы действия на другую; третий параметр индицирует скорость выполнения программы поведения и, наконец, четвертый параметр отражает порог обнаружения рассогласования между ожидаемым результатом и фактическим исходом действия. В соответствии с нашей классификацией подходов к анализу природы индивидуально-психологических различий данный подход может быть отнесен к классу, который основан на модели поведения.

В целях операционализации четырехкомпонентной схемы В. М. Русалов высказал предположение о взаимосвязи между этими гипотетическими параметрами и устойчивыми характеристиками индивидуальности. Он использовал для этого некоторые характеристики темперамента, а именно три аспекта активности как свойства темперамента (эргичность, пластичность, темп) и эмоциональность. В. М. Русалов предположил, что скоростной аспект активности может быть связан с быстротой реализации программ поведения. Пластичность (вариабельность) как фактор активности может быть сопоставлена с гибкостью программирования действий, которая отражается в легкости переключения с одной программы поведения на другую. Эргичность может быть связана с широтой афферентного синтеза. И наконец, эмоциональная чувствительность может быть соотнесена с уровнем чувствительности к рассогласованию обратной связи.

На основе этих допущений, а также ряда эмпирических данных В. М. Русалов сформулировал гипотезу, согласно которой четыре параметра темперамента (эргичность, пластичность, темп и эмоциональность) могут быть рассмотрены как ортогональные факторы индивидуальности. В дополнение к этому В. М. Русалов высказал предположение о наличии специфичности проявления темперамента в зависимости от того, является деятельность предметно или социально ориентированной.

Предложенная в итоге В. М. Русаловым восьмимерная структура темперамента включала следующие параметры: социальная эргичность, социальная пластичность, социальный темп, социальная эмоциональность, предметная эргичность, предметная пластичность, предметный темп и предметная эмоциональность. Эта структура была отображена в восьми шкалах «Опросника структуры темперамента». Результаты проведенных В. М. Русаловым психометрических исследований показали, что все шкалы являются надежными (консистентными). Шкалы «Опросника...» продемонстрировали хорошо интерпретируемые корреляции со шкалами «Личностного опросника Айзенка» и «Павловского темпераментального опросника». Что касается факторной структуры ОСТ, высокий уровень корреляций между отдельными шкалами демонстрирует возможность использования меньшего количества факторов для равноценного объяснения интериндивидуальной вариации анализируемых характеристик индивидуальности.

Данные, представленные В. М. Русаловым, а также М. В. Бодуновым, позволяют заключить, что для полного описания общей вариации достаточно 3–4 факторов. Трехкомпонентная структура включает факторы предметной активности, социальной активности и эмоциональности. В четырехкомпонентной структуре выделяется дополнительный фактор индивидуального темпа, который объединяет особенности проявления этой характристики в обеих сферах — предметной и социальной. Трехфакторная структура полностью соответствует концепции структуры темперамента, предложенной В. Д. Небылицыным. Более строгая интерпретация может состоять в том, что три шкалы ОСТ (эргичность, пластич-

ность и темп) трактуются как аспекты (а не факторы) активности, имеющие специфические особенности проявления в предметной и коммуникативной сферах деятельности.

17.6. Кросс-культурные исследования индивидуальности

В последние годы в дифференциальной психофизиологии начала применяться методология кросс-культурного исследования.

Кросс-культурные дифференциально-психофизиологические исследования позволяют решить две основные задачи: 1) описание специфичности психологических феноменов и/или форм поведения, обусловленной особенностями конкретной культурной среды; 2) выявление сходства и идентичности (универсальности) психологических феноменов и/или форм поведения в разных культурах. Вторая задача прямо связана с разработкой центральной для дифференциальной психофизиологии проблемы выделения природно детерминированных целостных характеристик индивидуальности.

Успешность создания кросс-культурно эквивалентного психодиагностического инструментария зависит от того, учитываются ли соотношения между специфическими и универсальными аспектами исследуемого психологического феномена. Эффективная стратегия создания психометрических процедур диагностики свойств темперамента, которая учитывает эти соотношения, была предложена Я. Стреляу и А. Англяйтнером (Strelau J., Angleitner A.) и использовалась при разработке эквивалентной русскоязычной формы пересмотренной версии «Темпераментального опросника Стреляу» (ТОС-П).

Исходным моментом этой стратегии является операционализация теоретических конструктов (свойств индивидуальности), на которые ориентированы создаваемые шкалы. Операционализация конструктов состоит в формулировании дефинитивных компонентов для каждого конструкта. Дефинитивные компоненты конструктов образуют основу для продуцирования отдельных заданий (вопросов) диагностической методики. Общий фонд вопросов для всех языковых версий метода должен отображать как можно более широкий спектр поведенческих актов и ситуаций, в которых могут проявляться исследуемые темпераментальные характеристики в разных культурах. Учет культурной специфики проявления этих характеристик состоит в отборе из общего фонда при помощи специально разработанных психометрических процедур (Strelau) тех вопросов, которые в данной культуре (языковой версии) являются наиболее репрезентативными для оцениваемых универсальных конструктов. Это означает, что в разных языковых (культурных) версиях метода количество вопросов и их содержание может быть различным. Кросс-культурное сопоставление оказывается возможным благодаря концептуальной эквивалентности (универсальности) лежащих в основе теоретических конструктов и их дефинитивных компонентов. В исследовании, проведенном М. В. Бодуновым и Е. С. Романовой, конструировалась русская версия опросника ТОС-П. Данный опросник оценивал три относительно независимых конструкта, базирующихся на концепции свойств нервной системы И. П. Павлова: силу возбуждения, силу торможения и подвижность нервной системы.

Результаты исследования русскоязычной популяции сопоставлялись с данными, полученными при помощи аналогичной процедуры в Германии, Польше и Южной Корее. Итоговые редуцированные версии опросника в исследуемых странах отличались как по количеству вопросов, так и по их содержанию. В среднем эти версии (при попарном сопоставлении) совпадали не более чем на 60% по количеству идентичных вопросов. Южнокорейская версия оказалась наиболее сходной по количеству идентичных вопросов с русскоязычной версией, которая, в свою очередь, обнаружила наибольшее сходство с польской версией. Германская версия оказалась наиболее сходной с польской версией опросника. По-видимому, специфические особенности исследуемых национальных версий ТОС-П отображают градиент культурного сходства в проявлении темпераментальных характеристик у данных народов.

Проведенное сопоставление (с использованием современных методов конфирматорного факторного анализа) выделенных в разных культурах факторных структур, отображающих соотношения между конструктами, которые лежат в основе метода ТОС-П, выявило значительное сходство между ними. Данное сходство не зависело от пола и уровня образования испытуемых. Это свидетельствует о кросс-культурной эквивалентности (универсальности) оцениваемых при помощи ТОС-П конструктов. Относительная независимость структуры темперамента от особенностей культуры указывает на преимущественно природную детерминацию темпераментальных характеристик индивидуальности.

Дополнительная литература

Мерлин В. С. Очерк интегрального исследования индивидуальности. М.: Педагогика, 1986.

Небылицын В. Д. Психофизиологические исследования индивидуальных различий. М.: Наука, 1976.

Психофизиологические исследования интеллектуальной саморегуляции и активности. М.: Наука, 1980.

Рубинштейн С. Л. Основы общей психологии. СПб.: Питер, 2003.

Русалов В. М. Биологические основы индивидуально-психологических различий. М.: Наука, 1979.

Симонов П. В. Мотивированный мозг. М.: Наука, 1987.

Глава 18

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

На границах естественных наук и психологии сформировался ряд специальных научных дисциплин и направлений, в том числе психология труда, инженерная психология и эргономика, объектом исследования которых является человек труда.

Основная задача этих дисциплин — изучение широкого круга психофизиологических, психологических и социально-психологических свойств человека, которые проявляются в конкретной деятельности, оказывают влияние на эффективность и качество этой деятельности, определяют *надежность* и *работоспособность человека*, его психическое состояние, удовлетворенность трудом и психофизиологические ресурсы. В связи с постоянным изменением характера труда, насыщением его интеллектуальным содержанием и увеличением напряженности существенными направлениями гуманизации и повышения надежности труда становятся *психофизиологический анализ деятельности* человека, оптимизация его психофизиологических состояний, решение задач *профессионального отбора* и *профпригодности*, определение и формирование индивидуально-психофизиологических качеств человека, важных для выполнения той или иной конкретной деятельности, и оптимизация неблагоприятных психических состояний.

18.1. Теоретические основания применения психофизиологии для решения практических задач в психологии труда

Пониманию необходимости и перспективности изучения психофизиологических процессов в профессиональной деятельности способствуют представления, рассматривающие психическое и физиологическое (нейрофизиологическое) в контексте «отражательной функции нервной системы» (Н. П. Бехтерева). С позиций деятельностного подхода психическое отражение также не существует «вне чувственной ткани», вне нейрофизиологических процессов и не реализуется без них (А. Н. Леонтьев).

На современном этапе психологов и физиологов, занимающихся проблемами психологии и психофизиологии труда, объединяет понимание того, что физиологическое обеспечение психических процессов в деятельности имеет системный характер. К концепциям, в которых раскрывается системная организация физиологических процессов, относятся: *теория функциональной системы*, описывающая функциональную структуру деятельности (П. К. Анохин; см. главу 14); кон-

цепция *установки*, или *доминанты*, отражающая «функциональный настрой» организма (А. А. Ухтомский); представления о *пространственной синхронизации* колебаний биопотенциалов мозга (М. Н. Ливанов), модель *психологической системы* деятельности, включающая показатели психофизиологического уровня ее обеспечения (Б. Ф. Ломов, В. Д. Шадриков и др.).

В соответствии с этими концепциями структурные изменения в психической деятельности на современном этапе сопоставляются уже не только и не столько с частными нейрофизиологическими процессами, а с их организацией, т. е. только через процессы «системного уровня» (В. Б. Швырков; см. главу 14). С позиций системного подхода психическое и физиологическое в обеспечении и детерминации деятельности неразрывно связаны и не могут существовать порознь, и это положение намечает, по представлениям Б. Ф. Ломова, конструктивный путь решения прикладных задач оптимизации профессиональной деятельности.

Именно такой подход характерен для работ практических психофизиологов, в которых анализ физиологических процессов используется для решения разнообразных задач, связанных с профессиональной деятельностью.

18.2. Методическое обеспечение психофизиологического аспекта прикладных исследований

В прикладных исследованиях комплексный характер психофизиологических исследований обеспечивается применением **полиэффекторного метода**, включающего регистрацию частоты сердечных сокращений (ЧСС), электропневмограммы (ЭПГ), электромиограммы (ЭМГ), электроокулограммы (ЭОГ), кожно-гальваниеческой реакции (КГР) и других параметров (см. главу 2). Эффективность этого метода во многом зависит от того, насколько четко определены критерии оценки регистрируемых показателей, и от того, насколько адекватно используются данные параметры для решения поставленных задач.

В связи с таким количеством параметров была проведена их унификация, обобщение и систематизация приемов анализа и оценки изменений психофизиологических функций. В перечень показателей, отражающих динамику регистрируемых параметров, вошли показатели длительности, латентного периода, средних значений амплитуды и частоты реакций за определенный интервал времени, пространственно-временное распределение показателей и другие характеристики. Постепенно исследователи перешли от желания получить информацию о как можно большом количестве показателей к отбору необходимых и достаточных характеристик, в наибольшей степени связанных с реализацией конкретной деятельности.

18.3. Психофизиология профессионального отбора и профпригодности

Применение психофизиологических методов в психологии труда было вызвано необходимостью разработки объективных и количественных критериев психофи-

зиологического отбора. Эта проблема возникла в связи с развитием техники и ее усложнением, а также появлением профессий, предъявляющих к психическим качествам и психофизиологическим возможностям работающего человека все более жесткие требования. В отечественной психологии разработка методических приемов отбора основана на знании психофизиологической природы применяемых испытаний и определенных теоретических концепциях (Н. И. Майзель, В. Д. Небылицын, Б. М. Теплов, С. Г. Геллерштейн).

В процессе профотбора процедура выявления статической картины наличных знаний, навыков и умений человека была заменена системой проверки и измерения у данного индивида его способностей к приобретению новых, специфических для данной деятельности, функций и навыков к обучению. Кроме того, в систему профотбора стали включать испытания, оценивающие индивидуально-психологические и личностные качества человека, одни из которых поддаются целенаправленному воздействию или воспитанию, а другие являются более стойкими и практически не меняются под влиянием жизненного опыта человека. Первые находятся в более тесной связи с нейрофизиологическими особенностями субъекта и поэтому были охарактеризованы как *психофизиологические качества индивидуальности*. К ним можно отнести такие качества субъекта, как эмоциональная уравновешенность, самообладание, выдержка, способность к сосредоточению, психическая выносливость, переключаемость, объем и распределение внимания и т. п. Особенностью этих качеств «психофизиологической группы» является то, что они сами и свойства нервной системы (НС) (см. главу 17), их определяющие, поддаются экспериментальному изучению и количественной оценке.

В число методов, используемых в задачах профотбора и определения профпригодности, принято включать методы определения основных и частных (парциальных) свойств НС и особенностей вегетативной регуляции (по параметрам пульса, дыхания и КГР).

В основу психофизиологической системы профотбора вошли такие представления, достаточно теоретически и практически проработанные, как связь силы НС с порогами ощущения, с концентрацией внимания, со спонтанной отвлекаемостью и помехоустойчивостью; зависимость скорости переключения с одной деятельности на другую от подвижности нервных процессов в микроинтервалы времени; влияние уравновешенности нервных процессов и соотношения силы и возбуждения нервных процессов на пропускную способность оператора и реакцию на предвиденные стимулы, появление периода психической рефрактерности в период принятия логических решений. Под **психической рефрактерностью** понимается состояние, когда человек в течение определенного периода не может воспринимать любую информацию вследствие измененного функционального состояния и необходимости восстановления пониженной возбудимости нервной, мышечной и других систем организма.

Для экстремальных ситуаций, вызывающих состояния стресса или напряженности, решающее значение начинают приобретать врожденные свойства нервной системы.

Позже количество профессионально значимых психофизиологических свойств НС было расширено за счет включения в систему профотбора такого параметра, как «концентрируемость» нервных процессов, который определяет реакции индивида на некоторые особые ситуации, например на аварийную сигнализацию («сверхсильные раздражители») при де-

журстве у распределительных щитов электростанций. Еще одним практически важным для профотбора и работы субъекта свойством НС является «прочность» однажды образованных связей, составляющая основу прочности запоминания.

Без включения оценки этих свойств в систему профотбора нельзя объяснить и предвидеть особенности поведения человека в различных ситуациях, так как в каждой из них к нему предъявляется набор специфических требований. Так, для экстремальных ситуаций, вызывающих у человека состояния стресса или психической напряженности, роль свойств НС существенно увеличивается, и решающее значение начинают приобретать врожденные свойства НС. Однако если экстремальность условий деятельности не очень велика, то возможна компенсация недостающих качеств, впервые замеченная Е. А. Климовым для рабочих профессий, например силы или уравновешенности НС. Особенно важна такая компенсация для профессий, постоянно связанных с экстремальными ситуациями, например диспетчера, машиниста, летчика, водителя. Установлены факты одинаково высокой профессиональной успешности лиц с различной силой НС, а данные о формировании специфических психофизиологических приспособительных механизмов сняли вопрос о профпригодности лиц даже со слабой НС для профессии водителя.

Определение наличия необходимых в этих ситуациях качеств может помочь индивиду не только найти пути и способы компенсации недостающих у него качеств там, где эта компенсация необходима и возможна, но и профессионально сориентироваться. В этом авторы видели основной смысл изучения свойств НС у человека в практических целях.

В целом можно сказать, что в настоящее время исследования по психологическому отбору или профессиональной пригодности базируются на методологических принципах системно-структурного подхода, разрабатываемого в отечественной психологии, к оценке функционального соответствия требований профессиональной деятельности и среды, в которых она выполняется, и возможностей профессионала. Применительно к анализу системы «человек — техника — профессиональная среда» это означает, что необходимо целостное представление о структурной взаимосвязи — «ансамбля» профессионально-значимых статических и динамических свойств и качеств личности, психофизиологических характеристик функционального состояния работающего человека, параметров структуры и условий деятельности, показателей ее эффективности и надежности.

Именно результаты исследований по проблемам психофизиологии и индивидуальности стали основой для дифференциальной психофизиологии профотбора и нашли широкое применение при решении этих актуальных задач психологии труда.

18.4. Психофизиологические компоненты работоспособности

Способность человека к выполнению конкретной деятельности в рамках заданных временных лимитов и параметров ее эффективности и затрат психофизиологических ресурсов человека определяет содержание работоспособности как основной составляющей надежности человека. Для оценки такого сложного многопланового явления, как работоспособность, применяется комплексный подход,

при котором используются показатели, относящиеся к разным системам: эффективности, или продуктивности, деятельности, самочувствия человека, и психофизиологические показатели состояния систем и функций организма, которые входят в качестве обеспечивающих и оперативных компонентов в функциональную систему деятельности. В качестве психофизиологических показателей используются преимущественно ЧСС, ЭПГ, ЭМГ, ЭОГ, КГР и др. [Физиологические механизмы оптимизации деятельности, 1985].

Только на основании совместного анализа данных по соотношению изменений в продуктивности деятельности (как физической, так и умственной) и в психофизиологических показателях деятельности человека в течение рабочего дня была построена кривая работоспособности (рис. 18.1). В ней были выделены следующие стадии [Леонова А. Б., Медведев В. И., 1981].

1. *Стадия врабатывания*, которая включает три подстадии:
   - ✧ первичной мобилизации — наблюдается в момент начала деятельности и длится до нескольких минут. Она характеризуется кратковременным снижением значений практически всех показателей деятельности и активации физиологических систем. Этот эффект связан с внешним торможением, возникающим в результате изменения характера стимуляции;
   - ✧ гипермобилизации — охватывает «предстартовый» период и характеризуется повышением как неспецифической активации организма в целом, так и специфических сдвигов, например активизацией анализаторов, переходом организма в состояние готовности к восприятию информации. На психологическом уровне у человека в это время происходит построение плана деятельности и мысленное «проигрывание» ее ключевых этапов. Постепенное повышение работоспособности сопровождается выраженными колебаниями продуктивности, точности, качества работы и состоянием повышенной нервно-психической напряженности: учащением пульса и дыхания, повы-

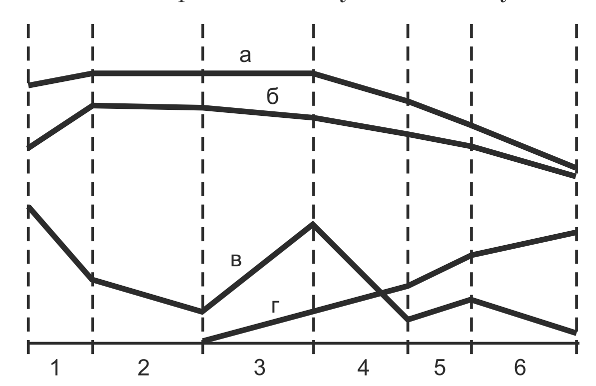


Рис. 18.1. Стадии работоспособности, выделенные по соотношению показателей деятельностного, психического и психофизиологического уровней функциональной системы деятельности (разделены вертикальными линиями)

1 — врабатываемость; 2 — оптимальная работоспособность; 3 — полная компенсация; 4 — неустойчивая компенсация; 5 — конечный порыв; 6 — прогрессивное снижение работоспособности; а — максимальные резервные возможности; б — эффективность работы; в — утомление; г — напряженность (Егоров, Загрядский, 1973)

шением кровяного давления, депрессией альфа-ритма, повышением доли тета- и бета-ритмов (см. главу 2);

- ✧ гиперкомпенсации — происходит поиск наиболее адекватного приспособления к требованиям деятельности и формирование устойчивого динамического стереотипа деятельности. Показатели деятельности и психофизиологические показатели отличаются нестабильностью.

2. *Стадия оптимальной работоспособности* характеризуется стабильными параметрами деятельности организма. Она определяется как «устойчивое рабочее состояние» или состояние «функционального комфорта», отражающее оптимальность психофизиологических затрат (высокая продуктивность достигается минимальными затратами). Статистически достоверных изменений в психофизиологических показателях не наблюдается.
3. *Стадия полной компенсации*, которая постепенно приходит на смену предыдущей и отражается в снижении работоспособности и развитии начальных признаков состояния утомления, субъективно переживаемом как состояние усталости. Компенсация утомления происходит за счет волевых усилий и активизации физиологических механизмов, что отражается в более высоких, чем в период врабатываемости, вегетативных сдвигах и развитии состояния нервно-психического напряжения.
4. *Стадия неустойчивой компенсации* (или выраженного утомления) характеризуется нарастающим утомлением и снижением работоспособности. В этом состоянии наблюдается выраженное чувство утомления и разнообразные по направленности и интенсивности изменения психофизиологических показателей. Они отражают сложное взаимодействие активационных, регуляторных и компенсаторных систем различного уровня, изменения в которых происходят не одновременно и зависят от структуры конкретной деятельности и от того, какая психическая функция испытывает большее напряжение. В этой стадии выделяется подстадия *субкомпенсации*, когда сохраняется высокая продуктивность. Компенсация возникающих трудностей осуществляется за счет менее ответственных (энергетически и функционально) процессов, и в частности путем подключения дополнительных ресурсов.
5. *Стадия «конечного порыва»* — в конце работы при адекватном воздействии на мотивационно-волевую сферу, особенно при наличии высокозначимых для субъекта целей, может происходить кратковременное повышение продуктивности за счет привлечения «неприкосновенных» психофизиологических резервов организма, сопровождающегося активизацией ЭМГ, КГР, ЭЭГ. Очевидно, что такой режим работы является экстремальным для организма и ведет, как правило, к переутомлению и хроническим заболеваниям.
6. *Стадия декомпенсации* — прогрессивное снижение работоспособности, когда быстро нарастают симптомы утомления, снижается продуктивность и эффективность работы и одновременно наблюдаются значительные сдвиги во всех психофизиологических показателях, связанных с системами активации. В этом состоянии волевые усилия уже не обеспечивают активизацию компенсаторных и защитных систем, в операторской деятельности появляются отказы и срывы, вызванные периодами «дневного сна», когда дальнейшее выполнение деятельности может и должно быть прекращено.

Как показывают эти данные, построение кривой работоспособности для конкретного субъекта возможно только с привлечением психофизиологических измерений. Эти исследования имели исключительное практическое значение для разработки режимов труда, для оценки эффективности и надежности человека, работающего в системах «человек — техника — среда».

18.5. Психофизиологические детерминанты адаптации человека к экстремальным условиям деятельности

В настоящее время основными направлениями в изучении адаптации к экстремальным и напряженным условиям профессиональной деятельности стали определение этапов становления **психофизиологической системы адаптации**, критериев ее сформированности, выделение компонентов структуры этого феномена, стратегий развития его составляющих во времени и определение детерминант этого развития.

На основе системного подхода в психологической **системе адаптации** наряду с когнитивным и мотивационно-волевым компонентами исследователи выделяют активационный компонент, который связан с органическими и функциональными затратами, направленными на достижение значимых для субъекта целей, с одной стороны, и компенсацию факторов, препятствующих достижению этих целей, — с другой.

Гибкая и мобилизационная стратегии реализуются преимущественно при большом объеме ресурсов, а стратегии компенсации и угадывания — при дефиците ресурсов.

Феноменально регулирующая роль механизмов активизации, преобразования и распределения психофизиологических ресурсов проявляется в изменении ЧСС, частоты дыхания и особенно ярко в индивидуальном паттерне фоновой ЭЭГ-активности, повышении/снижении общего уровня активации в процессе адаптации, величине диапазона перестроек ЭЭГ в критический период адаптации и в динамике ЭЭГ на микроинтервалах времени.

На основе анализа динамики взаимосвязи ЭЭГ-показателей активационного и продуктивных параметров деятельностных компонентов адаптации в операторской деятельности нами были выделены **стратегии адаптации**, определяющие динамику эффективности деятельности и характер распределения физиологических ресурсов. Показано, что гибкая и мобилизационная стратегии адаптации реализуются преимущественно при большом объеме ресурсов, а стратегии компенсации и угадывания — при дефиците ресурсов.

Усиление колебательного характера психофизиологических процессов в ухудшающихся в процессе адаптации психофизиологических функциональных состояниях (ПФС; см. главу 5) объясняет причины пропуска значимого сигнала и появление отказов и «провалов» (*lapses*) в деятельности оператора вследствие ухудшения ФС человека (см. также главу 8). В процессе развития дезадаптационных процессов были выделены «провалы» трех видов.

1. «Пульсары» — пропуски сигналов, не связанные со значительным изменением ЭЭГ, когда испытуемый как бы «теряет» сигнал и начинает использовать стратегию угадывания.

2. Конструктивные «провалы» — провалы типа микросна, сопровождающиеся резким увеличением мощности медленных волн и уменьшением мощности альфа- и быстрых волн. После самостоятельного пробуждения наблюдается даже повышение продуктивности обнаружения сигнала.
3. Деструктивные «провалы» типа дневного сна, вызванного истощением психофизиологическх ресурсов, когда для пробуждения человека требуется постороннее вмешательство и продолжение деятельности становится практически невозможным. Последние характеризуются увеличением мощности медленных альфа- и дельта-волн и уменьшением мощности бета-2-ритма ЭЭГ и наблюдаются при выраженной деформации ПФС испытуемого [Проблемность в профессиональной деятельности, 1999].

Психофизиологические данные помогают на практике различать состояния психической адаптации и дезадаптации, выявлять динамику и формы процесса адаптации, уровни и варианты формирующихся адаптационных систем, а также определять группы факторов, влияющих на процесс адаптации, которые усиливают или уменьшают компенсаторные возможности и ресурсы человека.

18.6. Психофизиологические функциональные состояния

Актуальность изучения ПФС определяется их вкладом в обеспечение эффективности деятельности и надежности человека, а также увеличением количества профессий и изменением условий труда, когда психофизиологические возможности человека становятся определяющими в развитии тех или иных ПФС. Именно данные психофизиологических исследований в сочетании с психологическими методами обусловили исследования ПФС, выделив их в отдельный предмет изучения.

В русле этих исследований ПФС понимается как системная реакция (от организменного до личностно-психологического уровня), обеспечивающая необходимый уровень ресурсного обеспечения деятельности и компенсации возникающих затруднений. Поскольку основным критерием изменения состояния выступает изменение характера ресурсного обеспечения, именно этот аспект является базовым в исследованиях ПФС и обусловливает применение электрофизиологических методов для их объективной оценки (полиэффекторный метод).

Накоплено большое количество эмпирических данных о различных типах ПФС, а также разработаны методы и критерии их диагностики [Практикум по основам физиологии и гигиены труда, 1988]. Определены и типичные для профессиональной деятельности состояния: **монотония**, **утомление**, **напряженность** и **стресс**. Характер функционирования обеспечивающих деятельность физиологических и психологических систем организма позволил выделить системные основания для дифференциации различных состояний. Преобладание когнитивного или эмоционально-активационного компонентов в состоянии человека означает развитие у него эмоциональной или операциональной напряженности. Определение психофизиологической цены деятельности позволило разработать конкретные методики оценки состояний функционального комфорта, продуктивной и непродуктивной напряженности. Обобщенный и количественный показатель цены деятельности, включающий психофизиологические параметры ПФС человека,

в настоящее время широко используется в эргономических исследованиях для оптимизации условий, содержания и режимов трудовой деятельности, оценки и прогнозирования работоспособности.

В отличие от тех, кто фактически отождествляет ПФС человека с ФС мозга, представители субъектно-деятельностного направления при анализе ПФС основываются на психологических традициях, выдвигая на первый план активность субъекта труда, и рассматривают физиологические изменения в ПФС как вторичные по отношению к мотивам и целям деятельности.

Основная цель саморегуляции состояний — гармонизация взаимоотношений с окружающим миром и с самим собой.

Еще одним направлением в исследовании ПФС человека, имеющим практическое значение, является анализ факторов и механизмов, определяющих эффективность процессов саморегуляции состояний, основная цель которой — гармонизация взаимоотношений с окружающим миром и с самим собой. Для повышения эффективности процессов саморегуляции состояния в профессиональной деятельности человека разрабатываются методики активизации механизмов непроизвольной и произвольной саморегуляции, в процесс профессиональной подготовки включаются методы, обучающие человека способам и приемам произвольной и эмоциональной саморегуляции, в том числе аутотренинг, йога и др.

Подход к саморегуляции ПФС как к определенному виду психической деятельности позволил разработать типологию *индивидуальных стилей саморегуляции ПФС*. Различия в индивидуальном стиле саморегуляции ПФС определяются взаимодействием двух механизмов: на психодинамическом уровне — механизма «экстра — интроверсии», который обеспечивает поведенческую и эмоциональную вариативность; на физиологическом — определенного типа вегетативной регуляции (эрго/трофотропным), ответственного за энергетическое обеспечение психической деятельности [Проблемность в профессиональной деятельности, 1999].

У лиц с гармоничным стилем (экстравертов с высокой энергетикой) оба механизма работают как один слаженный механизм, у них достаточно жизненных сил, чтобы активно взаимодействовать с окружающим миром. Другая тактика — у лиц с экономным стилем саморегуляции (интровертов с низкой энергетикой). Эти испытуемые, имея слабые энергетические ресурсы, осторожны, стараются не тратить свои эмоции понапрасну, и если им приходится работать в условиях, требующих больших энергетических затрат, то у них быстро развиваются состояния утомления, депрессии и психического истощения. Однако в комфортных условиях этот стиль саморегуляции может быть для них оптимальным. Совсем другая картина наблюдается в группе интровертов с эрготропным реагированием. Будучи не очень активными в поведении и имея большие резервы, они как бы накапливают ресурсы и поэтому в напряженных условиях могут позволить себе выплеснуть эмоции наружу, не ухудшая своего состояния. Их стиль саморегуляции, который определен нами как *накопительный*, также приближается к оптимальному. В наиболее сложной ситуации оказываются экстраверты с трофотропным реагированием, представители затратного стиля. Обладая низкими энергетическими ресурсами, в своем поведении они затрачивают массу энергии, что делает их стиль саморегуляции наиболее неэффективным и неоптимальным. Знание индивидуального стиля позволяет более успешно осуществлять регуляцию ПФС и разрабатывать индивидуально-ориентированные системы обучения методам саморегуляции.

18.7. Биологическая обратная связь

Интерес к исследованиям **биологической обратной связи** (БОС) в целях произвольного управления ФС на основе объективной информации о динамике психофизиологических показателей возник в связи с данными об изменениях в ФС человека, предшествующих изменениям в деятельности и обусловливающих их. Психофизиологическая сущность метода состоит в организации на основе БОС дополнительного сенсорного контроля над физиологическим процессом с возможностью последующей выработки ассоциативного (условно-рефлекторного) регулирования с целью направленного изменения выбранного параметра. Эти методы примечательны своей универсальностью и неспецифичностью, так как открывают возможности в регулировании произвольных и непроизвольных нервных, соматических и вегетативных функций, участвующих в регуляции ФС, и профессиональных функций.

Под влиянием БОС происходит усиление мотива достижения и произвольное использование дополнительных энергетических ресурсов.

Представление о физиологических причинах эффекта БОС как важнейшем принципе организации и функционирования живых систем было разработано П. К. Анохиным в созданной им теории функциональных систем (см. главу 14). Согласно этой теории, под влиянием БОС происходит усиление мотива достижения и произвольное использование дополнительных энергетических ресурсов и, как следствие, расширение границ работоспособности человека. В качестве сигналов БОС чаще всего используются значимые сдвиги в показателях КГР (изменение частоты фазических колебаний и уровня тонической составляющей), изменения ЧСС или ЭЭГ (чаще всего в диапазоне альфа-ритма: его частоты и амплитуды).

В настоящее время в связи с техническими возможностями и компьютеризацией многих видов профессиональной деятельности можно создать системы управления с использованием БОС практически от любого психофизиологического показателя, как отдельного, так и в совокупности с другими, даже от моментов синхронных изменений в показателях нескольких функций с целью их изменения в необходимом для данной деятельности направлении.

И конечно, на эффективность применения БОС влияют индивидуально-психологические характеристики человека. Обнаружено, что БОС предпочитают люди, обладающие высокой эмоциональной чувствительностью или стремлением к самоконтролю, особенно контролю за ситуацией и состоянием, с опорой на первосигнальные или второсигнальные регулирующие образы и т. д.

Методы саморегуляции деятельности и состояния на основе БОС позволяют не только влиять на эффективность выполнения профессиональной деятельности, поддержание работоспособности и снижение напряженности, но и используются в биотехнических системах с целью индивидуально-ориентированного воздействия на работоспособность человека и повышение его надежности.

Особо следует остановиться на использовании в решении ряда прикладных задач метода *специальных психофизиологических исследований* (СПФИ), который основан на комплексной регистрации психофизиологических характеристик эмоционального состояния с использованием специального прибора — полиграфа, часто неверно именуемого «детектором лжи», или «лайдетектором».

Инициатором работ по применению методов психологии в целях выявления скрываемой информации еще в 1920-е гг. выступил А. Р. Лурия.

В основу этих работ был положен широко применявшийся в экспериментальной психологии ассоциативный метод, в дополнение к которому он предложил регистрировать с помощью прибора время реакций испытуемого на слова-раздражители. На наиболее значимые для человека слова время реакции замедляется, что говорит о переживаниях человека, скрываемых от окружающих. Согласно сформулированному Лурией принципу, выявление у человека скрываемой им информации психофизиологическим методом — «единственная возможность изучить механику внутренних “скрытых” процессов путем соединения скрытых психических процессов с каким-нибудь одновременно протекающим и доступным для непосредственного наблюдения процессом, в котором внутренние закономерности и соотношения находили бы свое отражение».

Более полувека этот метод применяется для решения следующих практических задач: скрининговые проверки нанимаемого на службу персонала; периодическое тестирование работающего персонала на соответствие требованиям, предъявляемым к его работе; служебные расследования фактов хищения, подлога и других случаев нанесения ущерба фирме, включая защиту секретной информации. В настоящее время обобщение специалистами многолетних данных по результатам исследований, проведенных в США, показало, что точность метода применительно к разным задачам составляет 80–95%. Основными причинами ошибок являются трудности в интерпретации изменений физиологических показателей при полиграфической регистрации, вызванные недостаточной разработанностью концептуального аппарата, несовершенством вопросников, предъявляемых человеку в ходе тестирования, невыполнением требований комплексной регистрации психофизиологических характеристик, с одной стороны, и недостаточной квалифицированностью и низким морально-этическим статусом специалистов, проводящих испытания, а также отсутствием учреждений, обеспечивающих подготовку и лицензирование таких специалистов, — с другой.

18.8. Психофизиологический анализ содержания профессиональной деятельности

Психофизиологический анализ профессиональной деятельности предполагает, по словам Б. Ф. Ломова, «рассмотрение ее как сложного, многомерного и многоуровневого, динамического и развивающегося явления» [Ломов, 1984, с. 216], и поэтому исследование деятельности не должно ограничиваться анализом только психологических составляющих и их социальной обусловленности — необходимо изучение физиологического обеспечения деятельности и разработка концепций, анализирующих физиологические процессы, ее реализующие. Именно поэтому *психофизиологический анализ деятельности* — изучение ее структуры и физиологических составляющих и их взаимоотношений с психологическими составляющими — стал существенным направлением в совершенствовании трудовой деятельности человека, возникновение которой связано с исследованием рабочих движений, проведенным еще И. М. Сеченовым.

Профессиография — психологическое описание профессий.

Психофизиологические особенности отдельных видов трудовой деятельности вошли составной частью в **профессиографию** — психологическое описание профессий, что позволило сделать более объективным психологический анализ деятельности. Совершенствование методов психофизиологического анализа преимущественно физических видов труда было в основном связано с анализом движений и таких их характеристик, как скорость, сила в определенные интервалы времени, одновременно с параллельной регистрацией тех физиологических функций, которые преимущественно обеспечивают выполнение этих работ: электромиография, электрокардиография, пневмография и т. п. В результате было показано, что физическая работа сопровождается выраженными сдвигами в показателях вегетативных функций, степень которых отражает тяжесть и интенсивность физической работы. Полученные данные послужили основанием для рационализации труда, разработки режимов труда и отдыха, рекомендаций по безопасности труда и профессиональному обучению.

Психофизиологический анализ профессиональной деятельности предполагает «рассмотрение ее как сложного, многомерного и многоуровневого, динамического и развивающегося явления».

В отличие от физической работы умственная деятельность характеризуется большим разнообразием и становится основной в целом классе операторских профессий. Важность психофизиологического анализа деятельности специалистов-операторов в системах управления подчеркивалась многими психологами. В связи с тем что содержанием подобной деятельности является прием информации, ее переработка и принятие решения, функциональные изменения, происходящие в организме человека, отражаются преимущественно не в изменениях вегетативных процессов, а в динамике изменений характеристик ЦНС.

Именно поэтому первоначально психофизиологический анализ деятельности рассматривался как особый вид операций, подчиненных цели деятельности, но обладающих своими подцелями и находящихся на разных иерархических уровнях психологической системы деятельности. Комплексные исследования изменений активационно-энергетической составляющей функциональной системы деятельности по данным полиграфического анализа показали, что активационный компонент деятельности является интегративной психофизиологической подсистемой, которая включает специфические и неспецифические механизмы активации, взаимодействующие с когнитивными и мотивационно-эмоциональными подсистемами деятельности. Данный вид психофизиологического анализа позволяет определять функциональную нагрузку конкретного оператора и те умственные операции или ситуации, на которые падает бо́льшая нагрузка и ответственность за успешность выполнения работы и на которые должно быть направлено внимание психологов труда и инженерных психологов.

Чем выше степень несоответствия между объективной действительностью и ее психическим отражением, тем больше времени необходимо субъекту, чтобы понять и оценить это несоответствие.

Одной из таких ситуаций в умственной деятельности является **проблемная ситуация**, которая, по определению Б. Ф. Ломова, представляет собой ситуацию, включающую неопределенность, требующую принятия решения и возникающую на всех уровнях отражения и регуляции деятельности. Чем выше степень несоответствия между объективной действительностью и ее психическим отражением, тем

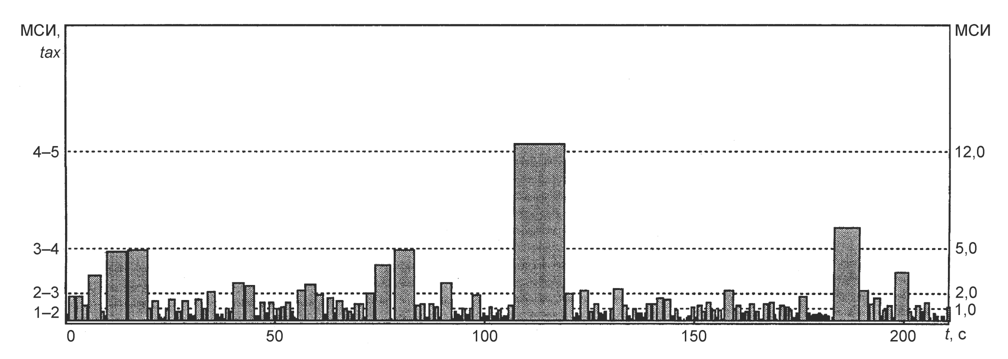


Рис. 18.2. Отражение в динамике длительностей межсаккадических интервалов (МСИ) проблемностей разного уровня, возникающих в процессе выполнения субъективно сложной деятельности (по пилотированию самолета)

По горизонтальной оси — время выполнения деятельности; по вертикальным осям: на правой шкале — длительность МСИ, на левой шкале — верхние границы таксонов, характеризующих включенность следующих уровней регуляции: 1 — непосредственного взаимодействия; 2 — опосредованной координации; 3 — программно-целевой организации; 4 — личностно-нормативный; 5 — мировоззренческих коррекций [Голиков, Костин, 1996]

больше времени необходимо субъекту, чтобы понять и оценить это несоответствие, решить проблему, тем более эмоционально он относится к принятию решения.

Для анализа проблемностей и их классификации обычно используются содержательные психологические методы, а физиологические методы только подтверждают субъективную напряженность при принятии решения. Выделив на основе содержательных психологических методов три класса проблемностей, Ю. Я. Голиков и А. Н. Костин [Проблемность в профессиональной деятельности, 1999] в качестве количественного метода выявления проблемностей проанализировали особенности ЭОГ — межсаккадические интервалы (МСИ) в движениях глаз, рассматриваемые в ряде работ в качестве объективных индикаторов структурных единиц деятельности, длительность которых определяется ее сложностью. Выделение с помощью таксономического анализа нескольких диапазонов МСИ и соотнесение их с содержанием проблемностей позволило авторам дать количественную оценку проблемностям разного класса, определить психологическую структуру деятельности, ее субъективную сложность, степень освоения данной деятельности конкретным субъектом и повысить надежность деятельности (рис. 18.2). Это исследование еще раз показало, насколько важен для психофизиологического анализа деятельности обоснованный выбор физиологических параметров.

Дополнительная литература

Гуревич К. М. Профессиональная пригодность и основные свойства нервной системы. М.: Наука, 1970.

Зараковский Г. М. Психофизиологический анализ трудовой деятельности. М.: Наука, 1968.

Леонова А. Б., Медведев В. И. Функциональные состояния в трудовой деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1981.

Ломов Б. Ф. Методологические и теоретические проблемы психологии. М.: Наука, 1984.

Небылицын В. Д. Психофизиологические исследования индивидуальных различий. М.: Наука, 1976.

Практикум по основам физиологии и гигиены труда. М.: Изд-во МГУ, 1988.

Проблемность в профессиональной деятельности. М.: Изд-во Института психологии РАН, 1999.

Физиологические механизмы оптимизации деятельности. Л.: Наука, 1985.

Глава 19

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Сравнительная психофизиология — наука, нацеленная на установление закономерностей и выявление различий в структурной и функциональной организации мозга, поведении и психике у животных разных видов, в том числе и у человека. Сравнительный метод позволяет оценить филогенетическую близость видов, способствует разработке представлений об эволюции мозга, психики и поведения.

Различия между животными разных видов, а также между животными и людьми многообразны. И если морфологические и поведенческие различия между ними, как правило, очевидны, то в том, что касается психики, субъективного мира разных животных подобные заключения оказываются довольно общими и слабо аргументированными, поскольку трудно определить, в чем же заключаются эти различия, а тем более установить их причину.

Существовало два разных подхода к изучению психического. В одном подходе для описания субъективного мира животного наблюдатель использует аналогию с собственным «внутренним миром», что, помимо субъективизма (отсутствия общепризнанной определенности), придает психике животных антропоморфные черты. Примером такого рода могут служить описания, в которых даже действия беспозвоночных связываются с чувствами, рассудком и свободой воли, а также утверждения, что «чувства и интуиция, различные эмоции и способности, такие как любовь, память, внимание, любопытство, подражание, благоразумие и т. д., составляющие предмет гордости человека, в зачаточном, а иногда и хорошо развитом виде могут быть обнаружены у более низкоорганизованных животных» (Ch. Darwin, 1871, с. 126).

Напротив, «объективная» психология, по сути, отвергала категорию психического, утверждая, что можно «написать труд по психологии..., ни разу не использовав такие термины, как “сознание”, “психические состояния”, “переживания”, проверяемые интроспективно, “образы” и т. п. Все можно описать в понятиях стимулов и реакций, формирования навыков, интеграции этих навыков и т. д.» (J. B. Watson, 1913, с. 167). Оба этих подхода, хотя и в модифицированном виде, в силу развития методов исследования мозга и поведения, сохранились и до настоящего времени в виде бытовой психологии и «классической» нейрофизиологии, в которой подразумевается, что изучение строения и активности мозга позволит до конца объяснить поведение. Проблемы, связанные с определением психического и поиском адекватных методов его изучения, до сих пор однозначно не решены, что позволяет существовать разным подходам к их решению (см. предисловие и главу 14).

19.1. Появление психического

Наиболее принятой в настоящее время является точка зрения, что психическое — атрибут живых систем, а неживая природа, включая созданные людьми сложные устройства, психикой не обладает. Это важное отличие живых систем от неживых отмечено П. Милнером в «Физиологической психологии» (1973, с. 14): «Изобретатель даже самой сложной самоорганизующейся машины может, на свое счастье, не беспокоиться о том, чтобы обеспечить своему изобретению непосредственное осознание его входного сигнала, которое, по-видимому, свойственно животным (по крайней мере, мне самому). Он может сделать машину, которая будет сортировать предметы в соответствии с длиной волны отражаемого ими света, но он не может указать на какое-то одно из реле или транзисторов и сказать, что когда через него проходит ток, машина, скажем, "ощущает" желтый цвет. Можно сделать машину, которая будет взвизгивать и подпрыгивать в присутствии определенных раздражителей, и даже такую, которая будет запоминать полученный опыт, чтобы избегать подобных воздействий в будущем, но ее изобретатель не станет утверждать, что вложил в нее способность чувствовать то, что мы называем болью».

Но, признавая наличие психики у животных, некоторые авторы, однако, отделяют ее от них, рассматривают психическое как некую отдельную реальность, «ментальный мир». Этот мир может взаимодействовать с мозгом высокоорганизованных животных. Таким образом, если для П. Милнера «осознание» и «ощущение» возникают в самой живой системе, в мозге животного, то, с точки зрения Дж. Экклса, мозг — это только «место встречи» или «устройство», с помощью которого организм имеет возможность взаимодействовать с «ментальным миром».

Существуют разные мнения о моменте появления психики: 1) все живое обладает психикой; 2) психика есть только у животных; 3) только у животных, имеющих нервную систему; 4) только у млекопитающих (см. главу 14). Однако наблюдается сходство мнений по поводу того, что появление в эволюции человека стало началом кардинальных изменений в соотношениях организма со средой и сопровождалось изменениями в психике. Как бы ни определялось психическое (как психические процессы и состояния, как субъективный мир или как индивидуальный опыт), пропасть между инфузорией и человеком — огромна (рис. 19.1): в своем окружении (рис. 19.1, А, слева) инфузория, по видимому, «выделяет» лишь те немногие объекты, которые значимы для ее выживания, например пища (рис. 19.1, А, справа), а люди, напротив, используя накопленный многообразный опыт поколений и общественное производство, оказались способны создавать дворцы, намного превышающие потребности одного человека или семьи в укрытии, и произведения искусства — для удовлетворения «эстетических чувств» (рис. 19.1, Б).

Вне зависимости от уровня эволюционного развития, по каким бы критериям сложности ни проводилось сравнение ныне живущих животных, придется согласиться, что «все животные, от наиболее просто организованных до самых сложных, вписаны в их уникальные миры одинаково полно. Простой мир соответствует простым животным, а хорошо структурированный мир (*well-articulated world*) — сложным» (J. Uexkull, 1957, с. 11).

Усложнение субъективного мира и принципиальное увеличение приспособительных возможностей в эволюционном ряду обусловлены появлением и развитием нервной системы. Значительно большие, даже по сравнению с другими при-

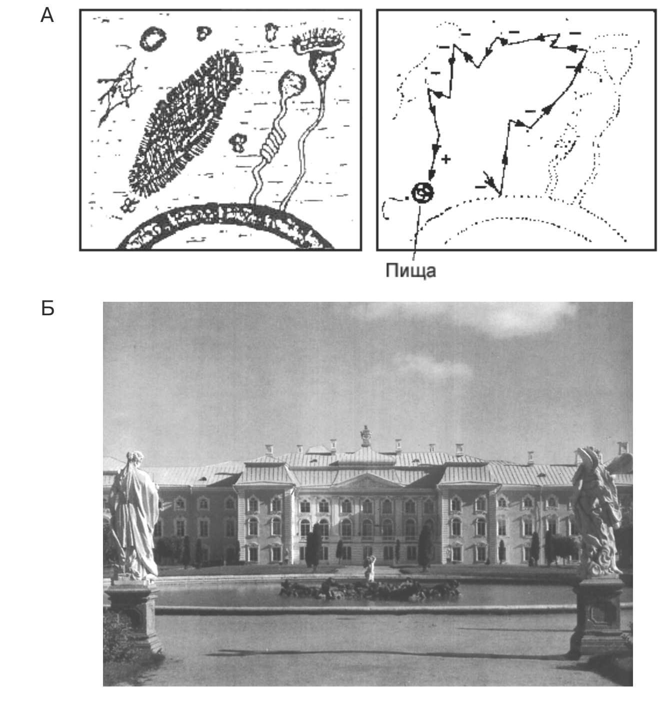


Рис. 19.1. А — среда обитания инфузории (слева), весь субъективный мир инфузории (справа) (J. Uexkull, 1957); Б — частичка мира человека

матами, возможности приспособления человека к действию многообразных и сильных по интенсивности неблагоприятных факторов среды тоже, главным образом, связаны с особенностями организации его мозга. Безусловно, важным оказалось и то, что структурные изменения мозга, обусловившие появление специфически человеческих особенностей последнего, произошли у предшественников человека, к этому времени уже «приобретших» плаценту и молочные железы, видоизмененненные кости таза, стоп и кистей рук, особенное строение артикуляционного аппарата. Все это в комплексе и позволило человеку занять вершину эволюционной пирамиды.

Рассмотрим эволюцию видов и структурной организации мозга для того, чтобы полнее представить картину эволюции психического и выяснить, когда и каким образом могли происходить эти изменения.

19.2. Эволюция видов

Современные данные об эволюции животных указывают на расхождение линий эволюции и развитие параллельных линий (рис. 19.2), в том числе и среди млекопитающих (рис. 19.3), и среди приматов (рис. 19.4). Это, в частности, означает, что сравнение строения мозга у грызунов, хищных и приматов или же у гориллы, шимпанзе и человека является исследованием не филогенетической, а адаптивной эволюции, поскольку развитие шло в параллельных, независимых друг от друга линиях от общего, в каждом из ранее названных примеров своего, предшест-



Рис. 19.2. Филогенетическое дерево *Metazoa* [по Р. Рэфф, Т. Кофман, 1986]. Пунктирная линия — условная граница между таксонами с элементарной сенсорной психикой и таксонами с перцептивной психикой [по К. Э. Фабри, 1993]

венника. Выводы о филогенетической эволюции видов и мозговых структур возможны лишь на основе анализа в последовательных рядах. Например, линия, ведущая к человеку, схематично может быть представлена следующим образом: рептилиеподобные млекопитающие — однопроходные — сумчатые — насекомоядные — обезьяны — приматы — большие обезьяны — африканские человекообразные обезьяны (рис. 19.3, 19.4), хотя и очевидно, что ныне живущие виды могут в той или иной степени отличаться от своих исходных форм — вымерших предков.

Прежде чем перейти к краткому описанию основных структурных различий мозга филогенетически разных животных и выяснению эволюционных закономерностей в развитии мозга, следует остановиться на вопросе о том, что является источником многообразия признаков, с которым имеет дело естественный отбор, и в результате каких «событий» появляются новые таксоны. Считается, что процессы развития находятся под генетическим контролем и что эволюцию следует

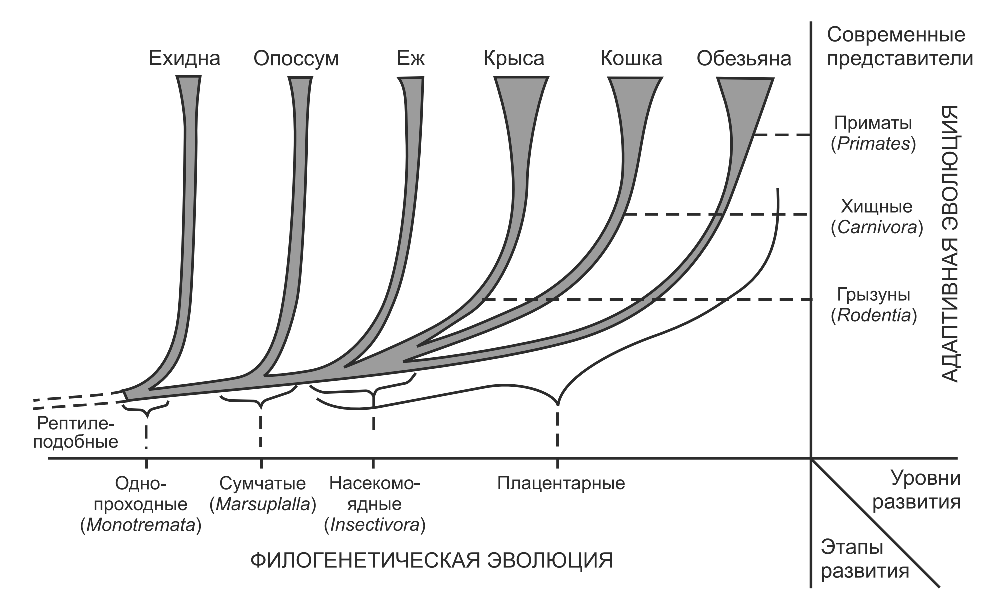


Рис. 19.3. Эволюционное дерево млекопитающих с выделением этапов филогенетической эволюции и уровней адаптивной эволюции [А. С. Батуев, 1979]

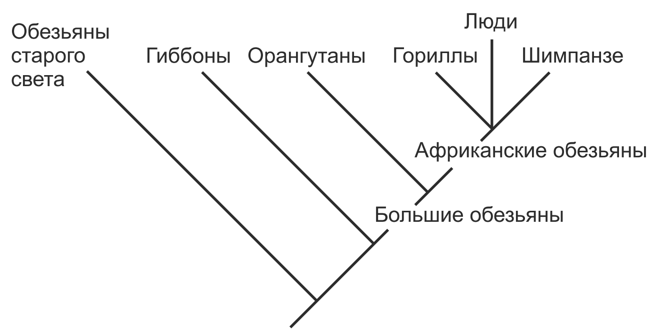


Рис. 19.4. Филогенетическое дерево высших обезьян [D. J. Povinelli, T. M. Preuss, 1995]

рассматривать как результат изменений в генах, регулирующих онтогенез. Одним из оснований для заключения о том, что морфогенез, а тем самым и морфологическая эволюция (появление новых групп организмов) связаны не столько с изменениями структурных генов, сколько с изменениями регуляторных генов, управляющих генетической программой онтогенеза, являются данные, свидетельствующие о том, что морфологическая эволюция слабо коррелирует с молекулярной эволюцией (эволюцией белков). Так, например, лягушки за 150 млн лет своей истории почти не изменились ни анатомически, ни по образу жизни, в то время как диапазон морфологического разнообразия у млекопитающих велик: от летучих мышей до китов, от слонов до человека. Несмотря на «морфологический консерватизм» лягушек, аминокислотные последовательности их белков значительно изменились. И наоборот, человек и шимпанзе сравнительно недавно разошлись

в эволюции, и многие систематики относят их к разным семействам, однако аминокислотные последовательности их белков на 99% одинаковы. Другими аргументами в пользу морфогенеза за счет регуляторных генов служат данные об отсутствии корреляции между сложностью организации животного и величиной генома, данные о различиях в величине генома у близкородственных животных, которые имеют сходную морфологическую сложность, а также то, что количество генов в геноме гораздо больше количества экспрессируемых (функционирующих) генов.

Регуляторные гены являются «переключателями» между альтернативными путями развития. Они функционируют на протяжении всего процесса развития, управляя процессом онтогенеза тремя различными способами: 1) регулируя время наступления тех или иных событий; 2) делая выбор из двух возможностей, тем самым определяя судьбу клеток и частей зародышей, и 3) интегрируя экспрессию структурных генов и обеспечивая создание стабильных дифференцированных тканей. Поскольку регуляторный ген способен влиять на скорость роста какой-то определенной структуры, он контролирует как сроки появления, так и размеры данной структуры. А поскольку онтогенез слагается из связанных между собой процессов, т. е. формирование каждой отдельной структуры зависит как во времени, так и в пространстве от формирования других структур, изменения в сроках возникновения одного морфогенетического события могут иметь глубокие последствия, изменяя многие дальнейшие зависящие от него ступени онтогенеза. Важно отметить, что модификации генетических регуляций приводят к возникновению новых структур, в том числе и разных «конструкций» мозга, а тем самым — и типов поведения, открывающих новые адаптивные возможности. Очевидно, что разветвления — бифуркации — на всех схемах, представленных на рис. 19.2–19.4, связаны именно с такими процессами появления новых признаков. В дальнейшем, после бифуркаций, изменения носят характер адаптивной эволюции, как это, например, показано на рис. 19.3 в ряду млекопитающих. Такой тип морфогенеза может объяснить «скачки» в развитии живого, связанные как с возникновением нервной системы и появлением психики, так и с формированием сложноорганизованного мозга человека с его отличной от других животных психикой, а также то, почему, даже приложив неимоверные усилия и создав все условия, не удастся «превратить» шимпанзе в человека, енота — «заставить» говорить, а кролика — охотиться на слонов.

Наряду с зоологической существует и психологическая классификация животных. Одна из них — классификация К. Э. Фабри, для создания которой он использовал представления А. Н. Леонтьева о «психике как форме отражения, позволяющей животному организму адекватно ориентировать свою активность по отношению к компонентам среды» (Фабри, 1933, с. 7). В качестве уровней развития психики он выделил уровень элементарной *сенсорной психики* и уровень *перцептивной психики*, граница между которыми проходит на уровне «членистоногие, головоногие и хордовые» (см. пунктирную линию на рис. 19.2), хотя оказалось, что не все крупные таксоны укладываются в эти рамки. Для высших позвоночных в этой классификации имеется стадия интеллекта, при этом отмечаются принципиальные различия между интеллектом животных и людей, заключающиеся в том, что мышление животных всегда имеет конкретно-чувственный характер и осуществляется через действия с предметами.

Для наиболее часто используемых определений психики (а именно психика как психические процессы и состояния — субъективный мир — индивидуальный опыт) детальных психологических классификаций животного мира пока не создано.

19.3. Эволюционные преобразования мозга

Строение мозга у животных разных видов разнообразно. И хотя, как следует из рис. 19.5–19.7, родственные виды, например, среди ракообразных или млекопитающих, имеют общие черты в строении мозга, между собой они мало похожи. Именно с появлением нервной системы организмы получили возможность быстрой адаптации к быстро меняющимся факторам среды, что, безусловно, давало преимущества в борьбе за существование. У предков млекопитающих, как и у со-

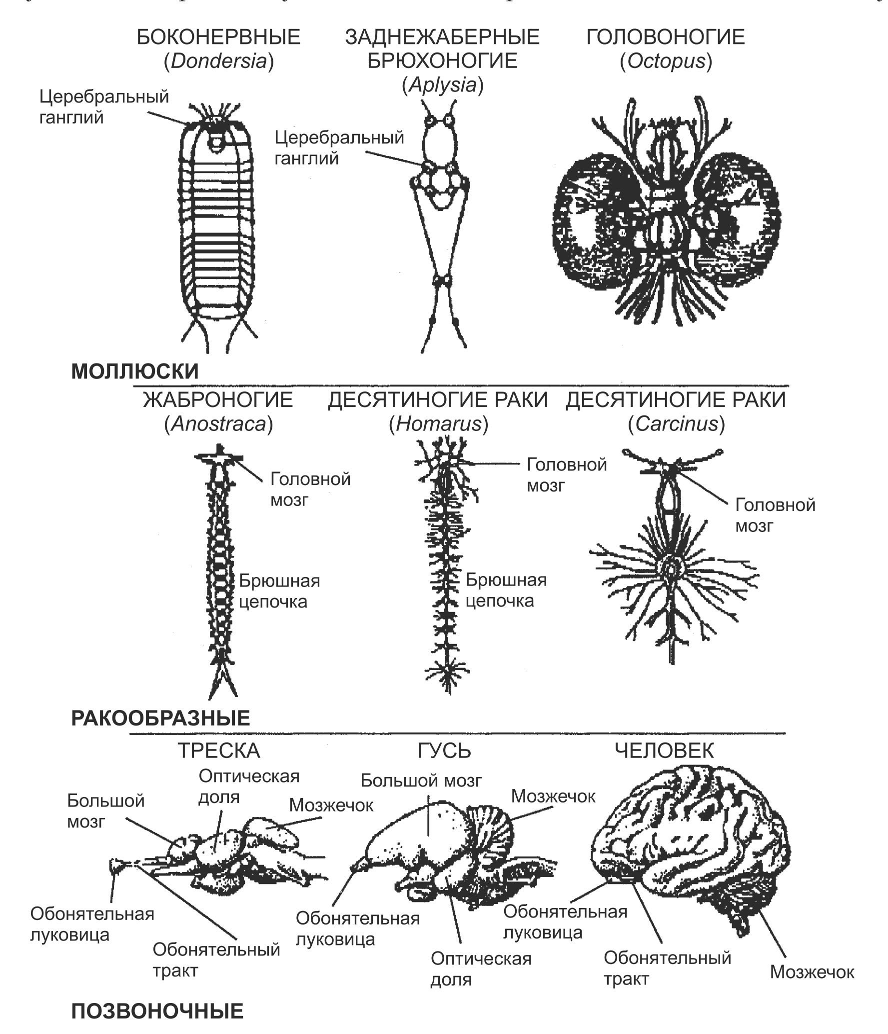


Рис. 19.5. Схематичное представление мозга животных, относящихся к линиям моллюсков, членистоногих и хордовых (масштабы разные) [по Э. Кэндел, 1980]

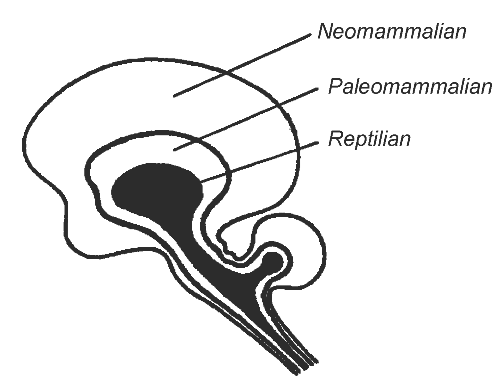


Рис. 19.6. Условное представление триединой эволюции трех основных мозговых ансамблей, приведших к образованию переднего мозга у людей и у других развитых млекопитающих [P. D. McLean, 1993]

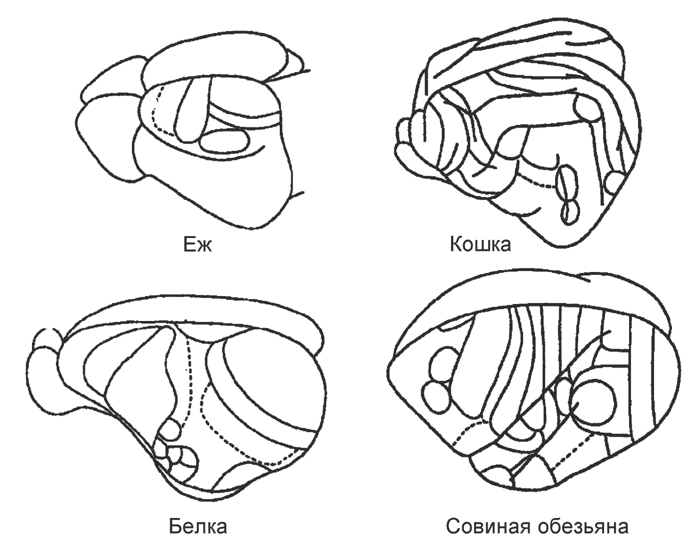


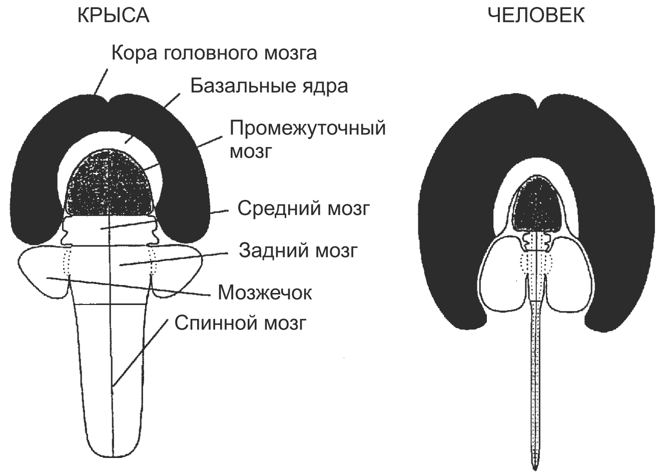
Рис. 19.7. Корковые поля у примитивных млекопитающих (еж), у млекопитающих с незначительно более развитой нервной системой (белка) и у двух млекопитающих с умеренно развитым мозгом (кошка и совиная обезьяна) [J. H. Kaas, 1987]

временных рептилий, кора больших полушарий была очень слабо дифференцирована. Но на пути от рептилиеподобных предков млекопитающих до ныне живущих млекопитающих произошло значительное увеличение коры мозга по сравнению с другими структурами мозга (рис. 19.8), изменение количества (рис. 19.7), размеров и формы корковых областей, их модульного строения и связей, произошло увеличение переднего мозга и, как предполагается, перемещение главенствующей роли от стриарного комплекса сначала к лимбической системе, а затем к неокортексу и особенно к префронтальной области коры (рис. 19.6).

Важной чертой эволюции млекопитающих является уже упомянутое увеличение неокортекса, при этом степень увеличения отличает приматов от остальных

млекопитающих, а человека — от остальных приматов. В частности, соотношение площади неокортекса у мыши, макаки и человека составляет 1 : 100 : 1000 соответственно, а соотношение объемов коры мозга и спинного мозга у крыс и у человека — 31 : 35 и 77 : 2, соответственно (рис. 19.8). Такая экспансия неокортекса, как полагают, связана с модификацией регуляторных генов (см. главу 20), определяющих митотическое деление клеток вентрикулярного (пролиферативного) слоя коры. При этом, по-видимому, кора развивалась под влиянием внутрикорковых или непрямых таламических подкорковых влияний. Такое развитие коры привело к возникновению новых мощных приспособительных функций. Можно предположить, что именно это стало основой такого свойства нервной системы, которое У. Матурана обозначил как способность нервной системы «взаимодействовать со своими собственными внутренними состояниями, как если бы те были независимыми сущностями» [Матурана, 1995, с. 104]. В таком «взаимодействии» нервной системы со своими собственными состояниями может лежать ключ и к пониманию онтологической сути субъективных состояний — «переживаний», «мыслей», «образов», — а также языка и мышления.

Внутрикорковые процессы рассматриваются рядом авторов в качестве нейронной основы сознания. Так, например, в концепциях В. Маунткасла и Дж. Эдельмана утверждается, что сознание возникает на основе повторного входа «сигнализации»



Пропорции структур мозга, %

	Крыса	Человек
Кора головного мозга	31	77
Базальные ядра	7	4
Промежуточный мозг	6	4
Средний мозг	4	1
Задний мозг	7	2
Мозжечок	10	10
Спинной мозг	35	2

Рис. 19.8. Сравнение размеров разных отделов центральной нервной системы крысы и человека. Пропорции между областями мозга соблюдены [L. W. Swanson, 1995]

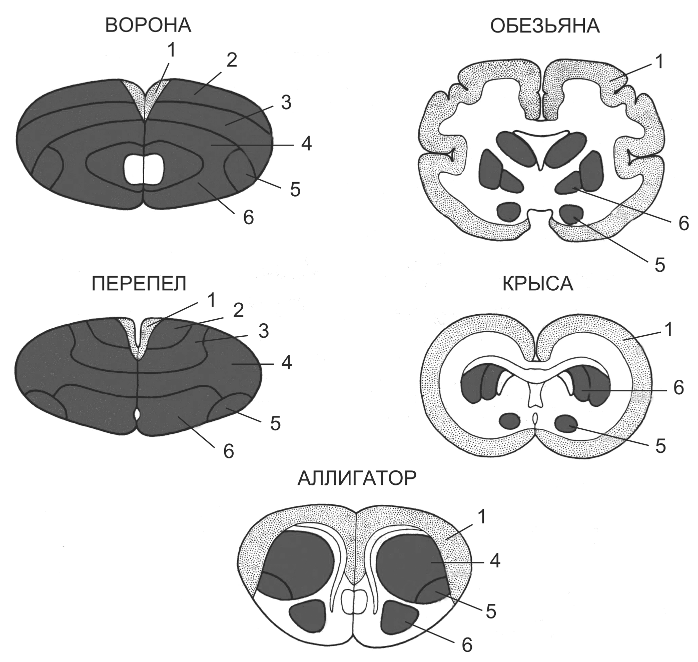


Рис. 19.9. Эволюция переднего мозга двух ветвей животных — птиц и млекопитающих

1 — кора, 2 — *Wulst*, 3 — гиперстриатум, 4 — неостриатум, 5 — архистриатум, 6 — палеостриатум. Обе группы произошли от общего рептильного предка, представленного на рисунке аллигатором [по Л. Стеттнер, К. Матиньяк, 1983]

(см. главу 11), при этом, согласно одним взглядам, данный процесс происходит в модульных распределенных сетях, а согласно другим — в вырожденной группе нейронов. По мнению же Дж. Экклса, сознание — побочный эффект, возникший в эволюции неокортекса, наблюдающийся только у млекопитающих и сводящийся к взаимодействию мозга и ментального мира в множестве пресинаптических окончаний корковых нейронов, которые образуют морфологическую единицу — дендрон.

Хотя магистральное направление эволюции и связывают с развитием коры головного мозга, как видно из рис. 19.9, высокое развитие «интеллекта» птиц связано с развитием гиперстриатума. Таким образом, рассудочная деятельность у разных животных обеспечивается разными «конструкциями» мозга.

19.4. Сравнительный метод в системной психофизиологии

Системная психофизиология (см. главу 14), основы которой были заложены в трудах В. Б. Швыркова и его коллег, исходит из признания единой психофизиологической реальности, в которой психологическое и физиологическое — лишь разные стороны рассмотрения системной организации активности мозга. В системно-эволюционном подходе любой индивид, независимо от его видовой принадлежности, рассматривается как «сгусток» фило- и онтогенетеской памяти или, иными словами,

фиксированный в фило- и онтогенезе опыт видового и своего собственного соотношения со средой. Адаптивные соотношения фиксируются в виде функциональных систем поведенческих актов, которые и являются элементами в структуре индивидуального опыта. Структура опыта определяет как межиндивидуальные, так и межвидовые особенности поведения. Расширение поведенческого репертуара индивида, как считал В. Б. Швырков, связано с формированием нового элемента опыта — новой функциональной системы. Как же с позиций этого подхода выглядят межвидовые различия поведения и психики и как использовать уже имеющиеся знания о системной структуре индивидуального опыта животных в исследованиях человека?

Современный срез эволюционирующей биосферы представлен животными разных видов и разного филогенетического уровня. Они имеют не только разное анатомическое строение, но и разный репертуар актов поведения. В одной и той же среде разные виды выделяют совершенно разное в зависимости от их поведенческих возможностей и экологической ниши. Развитие нервной системы привело к более дробному, более дифференцированному соотношению организма со средой, а следовательно и к более сложной структуре индивидуального опыта. Судить об этой структуре можно на основании изучения активности нейронов, специализированных относительно элементов опыта (см. главы 14, 15).

Представления о том, что поведенческие возможности определяются разнообразием наборов специализированных нейронов, уже получили экспериментальное подтверждение. Были установлены системоспецифичность нейронов и стабильность поведенческой специализации нейронов, т. е. принадлежность каждого нейрона только одной системе. Именно этот факт сделал метод исследования импульсной активности нейронов в поведении объективным методом изучения структуры индивидуального опыта, его формирования и реализации.

> Сравнительные исследования системной организации активности мозга в поведении направлены на выяснение особенностей структуры и особенностей формирования индивидуального опыта у животных разных видов.

Поскольку, как было отмечено Ю. И. Александровым, использование данных, полученных в рамках структурно-функциональной парадигмы, для формулировки заключений о системной специализации нейронов затруднено, экспериментальное решение задач системной психофизиологии возможно путем выяснения типов и количества поведенчески специализированных нейронов разных типов (паттерны специализации нейронов), вовлеченных в обеспечение поведения, что позволяет судить об элементах опыта, а также путем анализа динамики импульсной активности этих нейронов в разных актах, что дает представление об отношениях между элементами опыта. Сравнительное системно-психофизиологическое исследование заключается в сопоставлении подобных показателей у индивидов, принадлежащих к разным видам.

Сравнительные исследования системной организации активности мозга в поведении направлены на выяснение особенностей структуры и особенностей формирования индивидуального опыта у животных разных видов. Одним из направлений этих исследований является установление сходства и особенностей паттернов поведенческой специализации нейронов у животных разных видов в «сходном» поведении. Например, животных обучают в одной и той же среде достигать одних и тех же целей при помощи сходных движений, при этом и само обучение осуществляется сходным образом, т. е. последовательность этапов обуче-

ния, время формирования актов и критерии обученности являются одними и теми же. Другое направление связано с сопоставлением паттернов поведенческой специализации нейронов у животных разных видов в «сходном» поведении, когда животные самостоятельно научаются в одной и той же среде достигать одних и тех же целей, т. е. «дробят» среду в соответствии со своей экологией.

Сравнительные исследования также должны дать ответ на вопрос об общих закономерностях системной организации активности мозга и поведения у животных с разным строением нервной системы. Выявление общих и видоспецифичных характеристик формирования и реализации индивидуального опыта должно стать основой для развития системно-эволюционных представлений о мозге, поведении и психике. В частности, оно будет способствовать установлению тех особенностей системной организации мозговой активности, которые отличают человека от животных.

Имеются данные как о сходстве, так и о различиях в характеристиках системной организации индивидуального опыта человека и животных. Как и у животных, у людей зарегистрирована активность нейронов, связанная с отдельными актами поведения, а также обнаружена зависимость этой активности от цели поведения. В то же время описанные у разных животных нейроны «лиц» могут быть отнесены к системам актов «социального» поведения, изучение которого у животных на нейрональном уровне уже начато. Таким образом, в структуре индивидуального опыта как животных, так и человека имеются домены и индивидуального, и социального поведения, в которых фиксирован опыт соотношения со средой, в том числе и социальной.

Что касается специфики человека, у него были обнаружены нейроны «слов», т. е. клетки, избирательно активирующиеся при предъявлении определенного слова. Этот факт, а также то, что феномен человека связан с культурой, или опытом, накапливаемым и передаваемым человечеством в поколениях, позволяют предположить существование «добавки» к опыту животных в виде специфически человеческого опыта — знаний. Знания индивида, по-видимому, также представлены в виде функциональных систем, имеющих, однако, свою специфику формирования, реализации и межсистемных отношений. Структура индивидуальных знаний может изучаться путем сопоставления активности мозга с индивидуальной историей воспитания, обучения и обстоятельств жизни конкретного человека [Швырков, 1995].

Дополнительная литература

Александров Ю. И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989.

Докинз Р. Эгоистичный ген. М.: Мир, 1993.

Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности животных. М.: Изд-во МГУ, 1986.

Матурана У., Варелла Ф. Древо познания. М.: Прогресс-Традиция, 2001.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986.

Швырков В. Б. Введение в объективную психологию: Нейрональные основы психики. М.: Институт психологии РАН, 1995.

Эволюция. М.: Мир, 1981.

Глава 20

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА МОЗГА

Главный объект изучения в психофизиологии — это мозговые процессы, опосредующие поведение, психику и сознание. Адекватным уровнем описания подобных «высших» функций мозга являются не просто физиологические механизмы возбуждения и торможения отдельных нейронов, областей и структур мозга, а специфические системные процессы и функциональные системы, осуществляющие взаимоотношение целого организма с предметной средой в контексте структуры видового и индивидуального опыта (см. главу 14). Естественно, появляется множество вопросов: откуда берутся такие системы, как они возникают в эволюции, как они складываются в ходе развития мозга и по каким механизмам видоизменяются под влиянием опыта и обучения? Ответы на эти вопросы выходят за пределы синтеза только психологии и физиологии и требуют обращения ко многим другим дисциплинам, включая нейроанатомию, эмбриологию, эволюционную биологию и молекулярную генетику. Объяснить, почему это так, — задача настоящей главы.

20.1. Экспрессия генов в мозге

На молекулярном уровне специфичность каждой из клеток организма создается составом белков, из которых она построена и которые обеспечивают ее функции. Эти белки синтезируются за счет активности генов в составе ДНК, содержащейся в ядре клетки, — в **геноме** организма. Синтез белка посредством считывания информации с гена в виде молекулы матричной РНК (**мРНК**) и ее *трансляции* в белковую молекулу называется **экспрессией** гена.

> У человека как минимум каждый второй ген связан с обеспечением той или иной функции нервной системы.

В каждой клетке экспрессируются далеко не все гены, а только определенная их часть, которая и определяет молекулярную специфику ее композиции и функций. Обычно для построения того или иного органа достаточно экспрессии в его клетках лишь нескольких процентов от общего числа генов в геноме.

Один из важнейших фактов, обнаруженный молекулярной генетикой мозга, состоит в том, что число генов, активных в мозге млекопитающих, значительно превосходит количество генов, экспрессирующихся во всех других органах и тканях.

Методами молекулярного клонирования удалось вычислить, что приблизительно 50–60% из всех генов, составляющих геном крысы, экспрессируются в мозге, причем экспрессия более половины из них мозгоспецифична. Это в несколько раз превышает число генов, активных в других соматических органах — печени, почках, селезенке или сердце.

Человеческий мозг подчиняется такой же закономерности. Анализ тканеспецифичности экспрессии случайным образом выбранных генов из кДНК библиотеки мозга человека показал, что половина исследованных генов имеет мозгоспецифическую экспрессию. Этот расчет находит независимое подтверждение и в данных медицинской генетики. Приблизительно 50% из реестра генетических заболеваний человека содержат те или иные симптомы нарушений функций нервной системы. Таким образом, у человека как минимум каждый второй ген связан с обеспечением той или иной функции нервной системы.

Значение этого факта состоит в том, что он заставляет серьезным образом пересмотреть представления о роли и месте нервной системы в эволюционной истории организмов.

20.2. Эволюция генома млекопитающих и эволюция мозга

Процесс эволюции организмов можно оценивать различным образом. Традиционные морфологические способы, использующиеся с конца XVIII в., основаны на изучении трансформации строения органов и тканей. Однако анатомические критерии не позволяют учесть все сложные эволюционные преобразования, часто выражающиеся в изменении строения и функций белков, ферментов, гормонов, рецепторов, детальных связей между клетками. Все это события, не меняющие макроанатомию, но кардинальным образом влияющие на процессы интеграции и, в конечном счете, выживание организмов. Гораздо более чувствительным для учета подобных эволюционных изменений оказывается молекулярно-генетический анализ. Каждая сохраненная отбором модификация строения и функций гена, каждое появление в клетке или органе нового стабильно экспрессирующегося гена свидетельствуют об отдельном эволюционном событии, общая сумма которых и отражает процесс проходившей эволюции.

Таким образом, оценив количество генов, экспрессирующихся в том или ином органе, мы можем вычислить общий объем «усилий» эволюции, затраченных на создание данного органа. Такие расчеты, приведенные в отношении мозга в предыдущем разделе, приводят к поразительному выводу. Из них следует, что *эволюция генома млекопитающих в значительной мере выполняла задачу генетического обеспечения организации и функций нервной системы*.

Этот факт придает совершенно неожиданный оборот мысли известного палеонтолога и философа Тейара де Шардена о том, что «история жизни есть, по существу, развитие сознания, завуалированное морфологией» (Тейар де Шарден, 1965, с. 167). Еще до наступления эпохи молекулярной биологии выдающийся гуманист интуитивно почувствовал одну из основных тенденций генетической эволюции — ее связь с эволюцией функций нервной системы.

Объяснение этого «молекулярно-генетического феномена мозга» становится сегодня одной из центральных задач нейронауки. Она сводится к необходимости ответить на вопрос: посредством каких из своих свойств нервная система определяла эту генетическую **нейроэволюцию** — эволюцию генома в сторону накопления генов, экспрессирующихся в мозге?

Рассмотрим подробнее некоторые условия решения этой проблемы.

20.2.1. Эволюция мозга: гены, ранее выполнявшие не нервные функции

По мере клонирования генов, работающих в нервной системе, постепенно выяснялось, что при создании мозга эволюция пользовалась, выражаясь словами Ф. Жакоба, «методом перелицовки старого». Оказалось, что в построении структур мозга млекопитающих участвуют гены, функции которых на более ранних этапах эволюции не были связаны с нервной системой.

Разберем лишь один из примеров подобного эволюционного консерватизма.

Белки, кодируемые геном SEC1, у дрожжей обусловливают доставку секреторных пузырьков к плазматической мембране. Это составляет только одно из звеньев целого секреторного каскада, включающего везикулярный транспорт из эндоплазматического ретикулума (ЭР) в комплекс Гольджи, а оттуда — к плазматической мембране или вакуоли.

Гомолог гена SEC1 был обнаружен и у млекопитающих. Оказалось, что он специфически экспрессируется в нервной системе и что кодируемый им белок участвует в механизмах секреции нейромедиаторов из синаптических везикул.

Сегодня известно, что в транспорте синаптических везикул к пресинаптической мембране во время нейросекреции критическую роль играют два семейства белков — VAMP-белки (или *синаптобревины*), расположенные на синаптических пузырьках, и *синтаксины*, расположенные на специфических участках пресинаптической мембраны. У дрожжей были найдены гомологи синаптобревинов и синтаксинов и оказалось, что они также участвуют в процессах секреции (табл. 20.1). Кроме того, было обнаружено, что SEC1 взаимодействует с двумя белками дрожжей — SSO1 и SSO2. Оба этих белка оказались родственны семейству синтаксинов, участвующих в синаптическом высвобождении нейромедиаторов у млекопитающих.

Таблица 20.1

Семейства белков, регулирующих процессы секреции у дрожжей и нервных клеток (по Bennet & Sheller, 1993 и Pfeffer, 1994)

Семейство	Гомолог у дрожжей	Участок транспорта у дрожжей	Гомолог в синаптическом окончании
rab	YPT1 SEC4	из ЭР в комплекс Гольджи из комплекса Гольджи к мембране	*rab*3a
VAMP	BET1/SLY12 SEC22/SLY2 SNC1 и SNC2	из ЭР в комплекс Гольджи из ЭР в комплекс Гольджи из комплекса Гольджи к мембране	*VAMP*1 или *VAMP*2
Синтаксин	SED5 PEP12 SSO1 и SSO2	из ЭР в комплекс Гольджи из комплекса Гольджи к мембране из комплекса Гольджи к мембране	Синтаксин A или B

В результате вырисовывается картина (табл. 20.1), в соответствии с которой процессы мембранного транспорта в секреторных путях обеспечиваются группой

консервативных генов, которые обнаруживаются от дрожжей до нервных клеток млекопитающих. Некоторые из этих генов известны, однако другие SEC гены еще предстоит идентифицировать, причем весь предыдущий опыт подсказывает, что обнаружение генов этой группы у дрожжей может служить надежным предсказанием их функций в клетках мозга млекопитающих.

Широкое распространение такого молекулярного консерватизма означает, что одним из главных условий решения проблемы «нейроэволюции» должно быть установление принципов вовлечения генов, возникших на донервных этапах эволюции, в развитие и обеспечение функций нервной системы у сложно организованных организмов.

20.2.2. Эволюция нервной системы: гены, контролирующие ее развитие

Одно из важных открытий молекулярной генетики последних лет состоит в том, что не все гены организма, по-видимому, имели одинаковое значение в механизмах эволюции. Наиболее существенную роль в этом играли гены, которые контролируют процессы развития (см. главу 19). В терминах разделения генов на «селекторные», регулирующие развитие, и «реализаторные», в конечном счете обеспечивающие построение структур, это в первую очередь «селекторные» гены. Часто эти гены кодируют **транскрипционные факторы** — белки, регулирующие экспрессию других генов. Типичным примером могут служить гомеобоксные гены.

> Наиболее существенную роль в *эволюции* играли гены, которые контролируют процессы развития.

Гомеобоксные гены кодируют транскрипционные факторы, содержащие консервативный ДНК-связывающий участок из 60 аминокислот и выполняющие разнообразные функции в ходе развития. Они широко представлены у всех эукариот, но претерпели обширную радиацию у ранних многоклеточных, превратившись в ряд гомеобоксных семейств, общих для многих классов многоклеточных. У большинства животных гомеобоксные гены определяют развитие структур вдоль переднезадней оси тела. На молекуле ДНК эти гены сгруппированы в комплексы, и позиция генов внутри комплекса коррелирует со временем их экспрессии в развитии и зоной экспрессии вдоль оси тела.

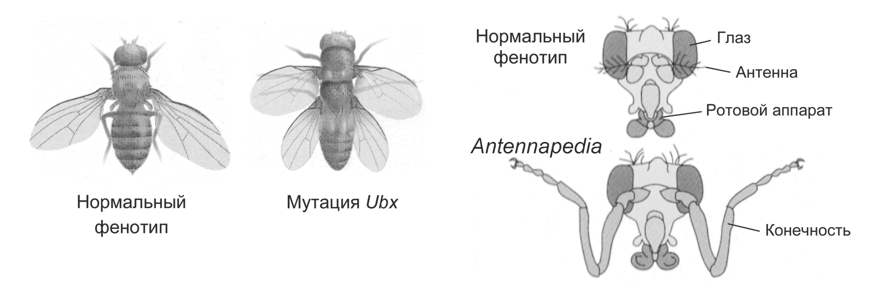


Рис. 20.1. Нарушения развития при мутациях гомеобоксных генов

А — нормальная дрозофила, имеющая одну пару крыльев (развивающихся из сегмента Т2) и дрозофила мутантная по гомеобоксному гену *Ultrabithorax*, развивающаяся с двумя парами крыльев (из сегментов Т2 и Т3).
Б — мутация гомеобоксного гена *Antennapedia* у дрозофилы, вызывающая развитие конечностей на месте антенн [из Tautz, 1996]

К числу таких гомеобоксных генов относятся гены, входящие в состав комплекса *antennapedia-bithorax* — регуляторные гены, контролирующие развитие структур вдоль переднезадней оси у дрозофилы (рис. 20.1). Однако гомологи этих генов у позвоночных, известные как гены семейства *Hox*, экспрессируются преимущественно в перекрывающихся доменах спинного и головного мозга (рис. 20.2). Их экс-

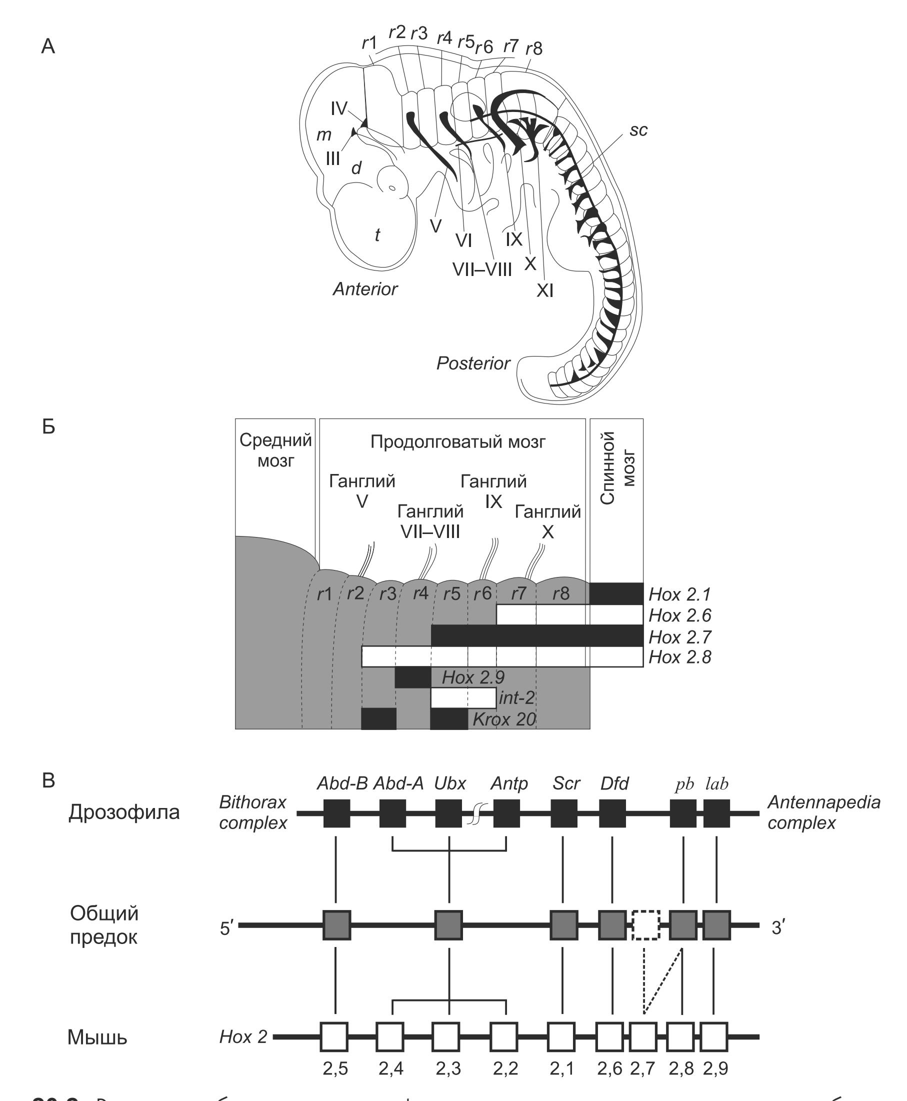


Рис. 20.2. Роль гомеобоксных генов в формировании мозга позвоночных в эмбриогенезе

А — саггитальный срез мышиного эмбриона. 8 ромбомеров обозначены как *r*1–*r*8; III–XII — черепные двигательные нервы. V, VII, IX нервы выходят из заднего мозга через ромбомеры *r*2, *r*4 и r6; ***sc*** — спинной мозг, ***m*** — средний мозг, ***d*** — промежуточный мозг, ***t*** — передний мозг.

Б — схематическая иллюстрация областей экспрессии генов семейства ***Hox***-2, ***Krox***-20 и ***int***-2 (гомолога FGF) в соотношении с локализацией ромбомеров *r*1–*r*8.

В — комплекс генов ***Hox***-2 мыши имеет сходную организацию с комплексом гомеобоксных генов ***Bithorax*** у дрозофилы [из Hull, 1992]

прессия обнаруживается в эмбриональном мозге мышей и человека и имеет выраженную приуроченность к морфологическим сегментам нервной системы. Мутации в определенных *Hox*-генах ведут к нарушениям развития или полному отсутствию соответствующих ромбомер-специфичных нервных структур.

Эти и другие исследования в эволюционной молекулярной генетике развития демонстрируют молекулярное взаимопроникновение механизмов развития и эволюции. Они также поднимают вопрос о принципах смены функций генов в ходе эволюционного усложнения морфологической организации.

Решение этого вопроса критически зависит от понимания механизмов оценки функций генов в процессах естественного отбора.

20.3. Проблема нейроэволюции и связь биологии с психологией

Естественный отбор, действующий на гетерогенные по составу популяции, приводит к избирательному размножению особей, которые имеют преимущества по тем или иным показателям приспособленности. Измененная отбором популяция имеет и измененные пропорции генов, которые были связаны с признаками, попавшими под действие естественного отбора. Поэтому для анализа процессов эволюции в современной эволюционной биологии используют показатель относительного изменения частот генов в популяции.

Однако естественный отбор не действует непосредственно на уровне генов. Он происходит на уровне целостных организмов (**фенотипов**) и их взаимоотношений со средой. Именно в ходе естественного отбора, который действует на функции и структуры, увеличивающие выживаемость или размножение, происходят популяционные изменения частот генов, связанных с этими адаптивными функциональными системами. Поэтому для понимания преобразований функций генов в ходе эволюции необходим свод «трансформационных правил», который бы связывал изменения в «пространстве генотипов» с изменениями в «пространстве фенотипов».

Известный генетик Р. Левонтин графически продемонстрировал, что для соотнесения изменений частот генов с реальным процессом естественного отбора требуется набор из четырех таких трансформационных правил (рис. 20.3).

Первый трансформационный переход (T_1) связывает гены зиготы (G_1) через процессы эмбрионального развития с теми признаками родившегося организма, которые несут селективные преимущества. Второе правило (T_2) определяет преобразования зрелых фенотипов на протяжении индивидуальной жизни и связано с экологическими взаимодействиями в процессе борьбы за существование, спаривания и естественного отбора. Третье (T_3) соотносит фенотипы с образованием половых клеток, законами рекомбинации и другими зависимостями, проецирующими фенотипы на генотипы. Наконец, четвертое правило (T_4) описывает формирование новых зигот (G_1) и определяется правилами сортировки генов, такими как законы Менделя и закон Харди–Вайнберга, позволяющими, исходя из родительских генотипов, предсказывать генотипы следующего поколения.

Таким образом, данный набор правил трансформации образует своеобразный **эволюционный цикл**. Для нас в этом цикле особенно важны две фазы — T_1 и T_2. На первой из них происходит развитие функциональных структур организма, обес-

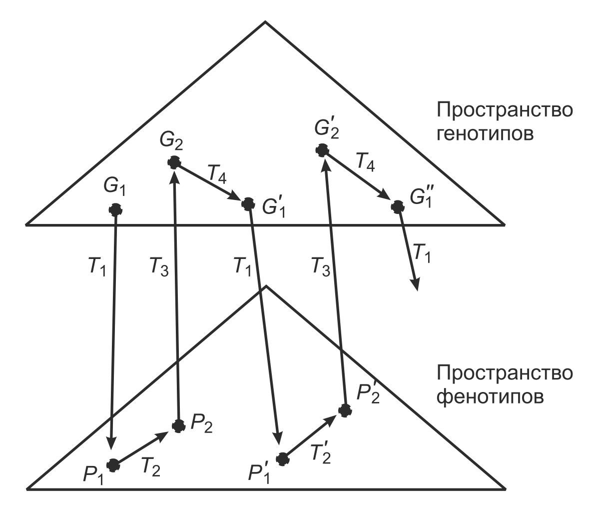


Рис. 20.3. Схема путей преобразования генотипа популяции от поколения к поколению [Левонтин, 1978]

Схема показывает, как процессы естественного отбора могут быть связаны с изменением частот генов в популяции. Результаты эволюции проявляются в изменениях пространства генотипов, однако средством эволюционных изменений служат процессы естественного отбора, протекающие в пространстве фенотипов. Вертикальные линии представляют правила трансформации, необходимые для того, чтобы связать гены с развитием и поведением. T_1 обозначает развитие; T_2 — поведение и модификации взрослого организма в условиях отбора; T_3 представляет формирование гамет; T_4 — формирование оплодотворенной яйцеклетки, готовой к вступлению в следующий эволюционный цикл

печивающих выживание и размножение, а на второй — использование этих структур в ходе естественного отбора.

У организмов с высокоразвитой нервной системой фаза T_2 (поведение в условиях естественного отбора) тесно связана с адаптивной модификацией сложившихся в развитии функциональных систем или формированием новых систем в ходе приобретения индивидуального опыта, т. е. с процессами индивидуального обучения (см. главу 15) и системогенеза новых поведенческих актов (см. главу 14).

Очевидно, что в понимании роли этих процессов в естественном отборе и следует искать решение проблемы нейроэволюции — ответ на вопрос, почему именно в нервной системе наблюдалась такая концентрация эволюционных генетических изменений.

Особенность анализа этой проблемы в понятиях эволюционного цикла состоит в том, что он помещает ее в более широкий круг биологических вопросов.

Действительно, любой орган и его функции, возникшие в ходе эволюции, должны были создаваться внутри этого эволюционного цикла. Поэтому, чтобы понять психику как функцию определенной динамической организации структур мозга и тела, следует понять, как эти структуры и их организация возникли в ходе биологической эволюции. Таким образом, вопрос об эволюции поведения и психики тесно смыкается с проблемой *морфологической эволюции* — одной из центральных нерешенных проблем современной биологии. Ее решение, в свою очередь, требует теории *эволюции эмбрионального развития* — теории, описывающей процессы воз-

никновения новых структур в организме. Наконец, решение этой проблемы не может быть полным, если не включить в нее описание механизмов отбора этих структур соматическим и естественным отбором в процессах, определяемых поведением и психикой.

Для решения проблемы нейроэволюции требуется единая теория, связывающая эмбриологию, морфологию, физиологию и психологию.

Таким образом, мы оказываемся в своего рода «циркулярной ловушке», выход из которой возможен только при совокупном решении всех составляющих ее вопросов. Поэтому проблема происхождения психики и проблема нейроэволюции перестают быть предметом только психологии и наук о мозге. Для решения проблемы нейроэволюции требуется единая теория, связывающая эмбриологию, морфологию, физиологию и психологию. Исследования, учитывающие факт нейроэволюции, обязаны показать, как поведение и опыт вписывают новую морфологию, возникающую при генетически измененном развитии мозга, в процессы адаптации, оцениваемые на весах естественного отбора. Они должны также ответить на вопрос, как две фазы эволюционного цикла — обучение и развитие — связаны с генами и регуляцией их экспрессии в мозге.

В следующих разделах мы рассмотрим уже накопленный материал, который может способствовать решению этой проблемы.

20.4. Молекулярная генетика: контакт между развитием мозга и научением

Итак, молекулярно-генетические исследования последних лет показали, что мозг млекопитающих является самым сложным по генетическому обеспечению органом тела. Более половины генов человеческого генома связаны с его построением или функционированием. Это обстоятельство рождает проблему нейроэволюции — вопрос о том, благодаря каким своим свойствам и каким образом мозг накапливал в эволюции такое число работающих в нем генов.

Многие из этих генов у млекопитающих обеспечивают процессы развития нервной системы и кодируют различные транскрипционные факторы. Появление у этих генов функций в нервной системе должно было происходить в эволюции и давать увеличение преимущества в выживании и/или размножении. Такие новые адаптивные функции могли появляться на двух фазах эволюционного цикла. Одна — формирование видоспецифичных адаптивных функциональных систем, а вторая — их модификации и приспособление к меняющимся условиям среды за счет обучения. Поэтому для построения биологического фундамента психологии первостепенное значение приобретает изучение генетических основ обучения и развития нервной системы, а также взаимодействия этих двух доменов.

Новые данные молекулярной генетики дают основание считать, что граница между развитием нервной системы и научением в действительности гораздо менее отчетлива, чем это считалось ранее.

Установление биологических связей между развитием и научением — сложный процесс, поскольку и биология развития, и физиология научения имеют свою независимую историю, свои традиции, свои методы и подходы. Нейрофизиология поведения, научения и памяти долгое время оперировала в основном электрическими процес-

сами, активностью отдельных нейронов, изучала механизмы регуляции эффективности синаптической передачи (см. главы 2, 6, 14, 15). В биологии развития традиционно господствовало изучение морфогенетических полей, градиентов, организаторов, взаимодействий слоев клеток. Однако новые данные молекулярной генетики дают основание считать, что граница между развитием нервной системы и научением в действительности гораздо менее отчетлива, чем это считалось ранее. Наиболее конструктивным для установления контакта между физиологией научения и биологией развития оказалось исследование молекулярных основ консолидации памяти.

20.4.1. Формирование нового опыта и экспрессия генов

Современные представления о молекулярно-биологических механизмах обучения и памяти строятся на положении о кратковременной и долговременной формах хранения информации в мозге (см. главу 6). В основе этой теории лежит открытие Мюллера и Пилзекера (Muller G. и A. Pilzecker), обнаруживших в 1900 г., что переход из кратковременной и легко нарушаемой памяти в долговременную и устойчивую память происходит у человека в течение первого часа после получения им новой информации. Они назвали этот процесс **консолидацией памяти**.

Основным шагом в понимании биологических механизмов консолидации памяти стало открытие 1960-х гг., показавшее, что переход памяти из кратковременной в долговременную форму требует синтеза новых молекул РНК и белка, т. е. экспрессии генов. Было установлено, что волна синтеза новых белков в клетках при запоминании информации совпадает с периодом консолидации памяти, обнаруженным Мюллером и Пилзекером, а химическая блокада экспрессии генов в этот период нарушает образование долговременной памяти. Оказалось также, что «критическое окно» амнестического действия блокаторов экспрессии генов универсально для самых разных видов обучения и различных организмов — от беспозвоночных до человека. Данное предположение также хорошо согласовывалось с гипотезой нейроморфологов XIX в. об участии клеточного роста и изменения морфологии синапсов в долговременной памяти.

Таким образом, понятие долговременной памяти постепенно трансформировалось из обозначения условной продолжительности психологического феномена в компонент биологической концепции, связывающей научение и опыт с морфогенезом и развитием. Критическим звеном этой концепции стал молекулярный механизм консолидации памяти, отождествляемый с активацией транскрипции генов в нервных клетках при научении. Однако то, какие именно гены активируются в при научении и каковы их функции в нервных клетках, долгое время оставалось неизвестным.

20.4.2. Научение: активация генов транскрипционных факторов

Первыми генами, активация которых была обнаружена в мозге при обучении, оказались так называемые **непосредственные ранние гены**, кодирующие транскрипционные факторы.

Непосредственные ранние гены были впервые обнаружены при изучении механизмов геномного ответа на действие факторов роста, запускающих процессы

клеточного цикла. Индукция их транскрипции происходила, несмотря на подведение ингибиторов синтеза белка, т. е. строилась на механизмах, заранее готовых для восприятия экстраклеточных стимулов. Первые из идентифицированных продуктов генов данного семейства оказались ядерными белками, связывающимися с ДНК и регулирующими транскрипцию других генов. По этим свойствам данные гены значительно напоминали группу непосредственных ранних генов бактериофагов и эукариотических ДНК-вирусов, поэтому по аналогии с вирусными генами эта группа быстро активирующихся генов получила название **клеточных непосредственных ранних генов**. Это же семейство часто обозначается как «гены первичного ответа», «гены раннего ответа» или просто «ранние» гены.

Одним из первых в данной группе был клонирован ген *c-fos*. Его структура и свойства хорошо изучены, и он может служить прототипом генов данного семейства. Первоначально было установлено, что в ходе эмбрионального развития *c-fos* играет важную роль в регуляции процессов клеточного роста и пролиферации. Оказалось также, что один белок, кодируемый геном *c-fos,* сам по себе не может инициировать или подавить транскрипцию генов-мишеней, необходимых для инициации клеточного деления или дифференцировки. Он должен образовать димеры с молекулами других транскрипционных факторов, объединяемых в семейство, получившее название *AP-1*. **Транскрипционные факторы** — это регуляторные ядерные белки, контролирующие экспрессию других генов. Гены, экспрессия которых находится под контролем индуцируемых транскрипционных фак-

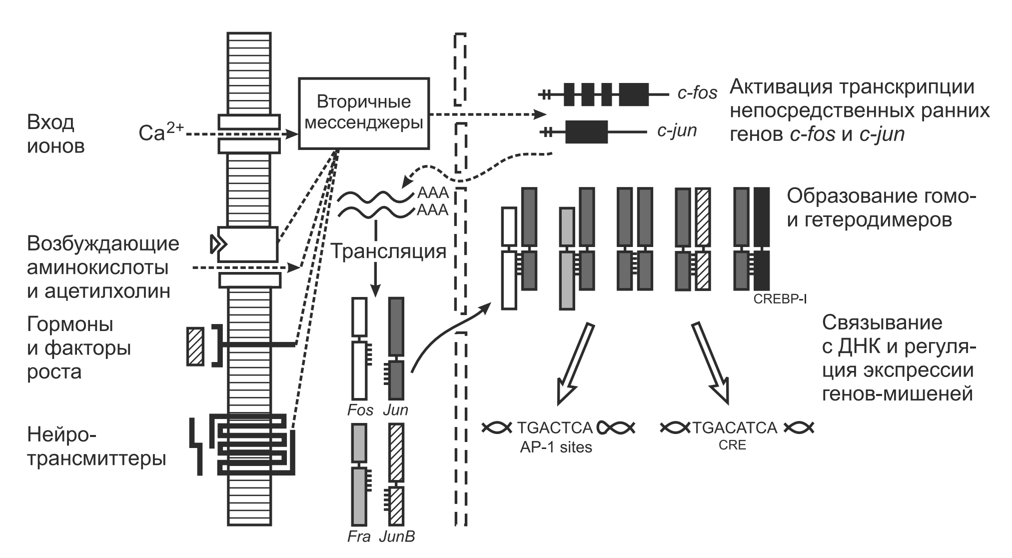


Рис. 20.4. Двухфазная регуляция транскрипции генов в клетке с помощью продуктов «ранних генов»

Внеклеточные стимулы (гормоны, факторы роста, нейромедиаторы) могут вызвать активацию транскрипции ранних генов, включая гены *c-fos* и *c-jun*. Воздействие экстраклеточных сигналов на промоторы этих генов осуществляется посредством вторичных мессенджеров. *Fos*, *Jun* и ряд других белков этого семейства синтезируются в цитоплазме и быстро траспортируются в ядро, где могут образовывать гетеро- и гомодимерные комплексы. Эти комплексы обладают специфической ДНК-связывающей активностью и способны изменять транскрипцию других генов-мишеней (поздних генов) [из Curren & Morgan, 1991]

торов, называют по аналогии с вирусными системами «поздними» генами, «генами позднего ответа» или «эффекторными» генами (Curran, Morgan, 1987), а весь двухфазный механизм регуляции транскрипции с участием этих двух классов генов является одним из наиболее универсальных способов обеспечения клеточного деления и роста в развитии (рис. 20.4).

В середине 1980-х гг. несколько исследовательских групп обнаружили экспрессию гена *c-fos* в мозге обучающихся взрослых животных и исследовали его участие в самых разных задачах и моделях научения у животных. Некоторые из результатов этих исследований представлены в табл. 20.2. Прямое подтверждение роли *c-fos* в формировании памяти дали эксперименты с избирательной блокадой его активности в нервной системе. Эти опыты показали, что подавление экспрессии *c-fos* в мозге при обучении нарушает долговременную, но не кратковременную память.

Таблица 20.2

Особенности экспрессии непосредственных ранних генов (НРГ) в мозге при обучении

	Свойства экспрессии непосредственных ранних генов в мозге
1	В мозге взрослых животных, находящихся в «спокойных» условиях, транскрипция большинства НРГ находится на низком, часто недетектируемом уровне
2	В условиях, ведущих к процессам научения, — при потере результативности ранее выработанных действий животного, при новых и неожиданных воздействиях среды или исчезновении привычных и ожидаемых событий, — происходит быстрая активация транскрипции НРГ в нервной системе
3	Активация транскрипции НРГ начинается сразу после попадания животных в ситуацию обучения
4	Экспрессия НРГ при научении происходит в нервных, но не глиальных клетках
5	Паттерны распределения клеток, экспрессирующих ранние гены, имеют генерализованный характер и охватывают обширные районы мозга. Конкретная топография экспрессии определяется характером воздействия и задачами обучения
6	Экспрессия НРГ регулируется обучением в разные сроки постнатального развития, от рождения до взрослого возраста
7	Активация НРГ затухает по мере потери новизны воздействия или после завершения выработки и автоматизации нового навыка. Обыденная поведенческая активность животных, выполнение ими приобретенных автоматизированных навыков, действие знакомых им сигналов и событий или нахождение животных в привычной им среде, не требующей обучения, не сопровождаются экспрессией НРГ в нервной системе

Сходные данные были получены и для других членов семейства непосредственных ранних генов. Общее же число кандидатных генов пластичности, индуцируемых в нервной системе, по некоторым оценкам, может составлять до нескольких сотен.

20.4.3. Активация ранних генов при научении и экспрессия поздних генов

Выше уже упоминалось, что ранние гены кодируют транскрипционные факторы, регулирующие активность эффекторных «поздних» генов. Поэтому если долговременные изменения в мозге при формировании памяти действительно инициируются продуктами ранних генов, то геномный ответ нервных клеток на обучение должен быть двухфазным: вначале должна происходить экспрессия ранних генов, а затем — активация регулируемых ими генов-мишеней. И действительно, транскрипционные факторы, кодируемые ранними генами, инициируют вторую волну синтеза белка, которая начинается через несколько часов после первоначального воздействия. В полном соответствии с этим введение в мозг ингибиторов синтеза белка через 3–6 часов после обучения нарушает консолидацию долговременной памяти. При этом известно, что сами гены транскрипционных факторов во время второй фазы не экспрессируются.

> Транскрипционные факторы, кодируемые ранними генами, инициируют вторую волну синтеза белка, которая начинается через несколько часов после первоначального воздействия.

Какие же эффекторные гены активируются в мозге под воздействием индуцируемых транскрипционных факторов? Ответу на этот вопрос посвящен следующий раздел.

20.4.4. Вторая волна экспрессии генов при научении и активация морфорегуляторных молекул

Среди поздних генов лучше всего исследованы мишени транскрипционных белков *fos/jun*, имеющие участки связывания с *AP*-1 элементами ДНК. Элемент *AP*-1 присутствует в промоторных областях большого числа генов, многие из которых активируются в ответ на разнообразные экстраклеточные воздействия. В число генов, содержащих *AP*-1, входят, например, гены препроэнкефалина, *S*-100, нейрофиламентов, тирозингидроксилазы и *N-CAM*.

Гены молекул *N-CAM*, относящиеся к семейству генов **молекул клеточной адгезии**, представляют в этом отношении особый интерес. Молекулы клеточной адгезии, или «морфорегуляторные молекулы», экспрессируясь на поверхности клеточных мембран, регулируют агрегацию и дисагрегацию клеток в процессах развития. Блокада функций молекул клеточной адгезии ведет к нарушениям морфогенетических паттернов в развитии. При этом известно, что ген *N-CAM* экспрессируется как в эмбриональном, так и во взрослом мозге. Особенно интересно, что функционально активные молекулы клеточной адгезии образуются во время второй волны синтеза белка после обучения. Кроме того, антитела к молекулам клеточной адгезии способны вызвать у животных амнезию только при введении в течение строго фиксированного критического периода через несколько часов после обучения. Этот период совпадает со временем, когда после обучения должны активироваться гены-мишени для продуктов ранних генов. В совокупности с тем, что гены *N-CAM* несут в своих промоторах *AP*-1 элементы, связывающиеся с транскрипционными факторами семейства *fos/jun*, это дает основания полагать, что они включаются при обучении в каскад молекулярных событий, индуцируемых ранними генами. В результате реактивации во взрослом мозге этих и других

морфорегуляторных молекул, контролирующих развитие, нервные клетки могут прибретать при формировании нового опыта способность к перестройке своих синаптических контактов и специализации относительно вновь образующихся функциональных систем.

20.5. Научение и развитие на молекулярно-генетическом уровне — единый континуум

Таким образом, при научении в нервных клетках наблюдается следующая последовательность молекулярно-генетических процессов. Вначале рассогласование текущей ситуации с имеющимся опытом запускает активацию каскада ранних регуляторных генов в группах клеток, опосредующих эти процессы. Продукты ранних генов индуцируют, в свою очередь, экспрессию поздних генов, в том числе генов морфорегуляторных молекул, являющихся ключевыми участниками процессов морфогенеза при эмбриональном развитии. Эти и другие эффекторные гены стабилизируют участие нейронов в новой, сложившейся в результата обучения функциональной системе. При этом основные молекулярно-генетические элементы и этапы молекулярного каскада дифференцировки клетки оказываются чрезвычайно сходными при научении и развитии (рис. 20.5). В опре-

> На молекулярном уровне научение выступает как непрекращающийся процесс развития.

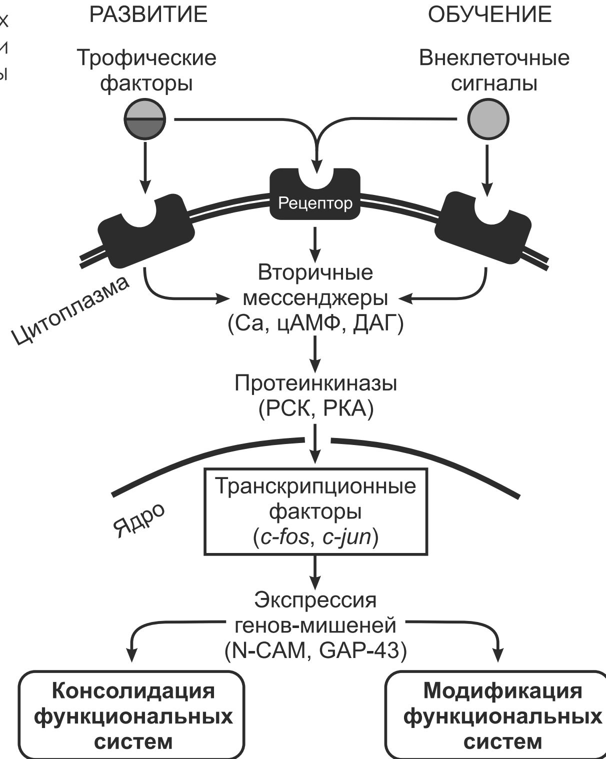


Рис. 20.5. Общность молекулярных механизмов регуляции экспрессии генов при развитии нервной системы и научении [Анохин, 1996]

деленном смысле на молекулярном уровне научение выступает как непрекращающийся процесс развития.

Однако механизмы регуляции экспрессии генов при научении имеют одно чрезвычайно важное отличие от сходных процессов в развитии.

20.6. Системный уровень: активность генов и когнитивный контроль

Выше уже упоминалось, что вопрос о том, вызовет ли какая-либо поведенческая ситуация экспрессию ранних генов в клетках мозга, зависит от содержания прошлого опыта животного и определяется фактором субъективной новизны данного события (см. табл. 20.2). Это хорошо видно из следующего эксперимента.

Мышей помещали в камеру, где они получали серию неизбегаемых электрокожных раздражений. Это вызывало у них экспрессию гена *c-fos* в ряде структур головного мозга — коре, гиппокампе и мозжечке. Животных регулярно подвергали такому воздействию на протяжении нескольких дней, и в конце концов эта процедура переставала вызывать активацию *c-fos*, так как воздействие утеряло свою новизну и перешло в категорию ожидаемых для них событий. Это показывает, что экспрессия *c-fos* вызывается не самими внешними стимулами, действующими на мозг, а их несоответствием содержанию индивидуальной памяти. Наиболее отчетливо это можно было увидеть на животных специальной группы, которым наносили раздражение на протяжении пяти дней, а на шестой день помещали их в ту же камеру, но электрокожную стимуляцию при этом не наносили. Отсутствие стимуляции вызывало на первый взгляд парадоксальный эффект: животные данной группы демонстрировали значительную активацию экспрессии гена *c-fos* в мозге, особенно в гиппокампе. Описывая эту закономерность в терминах теории функциональных систем (см. главу 14), можно сказать, что активация ранних генов в клетках мозга при поведении наступает при рассогласовании текущей афферентации с акцепторами результатов действий в каких-либо из функциональных систем организма. Другими словами, активность ранних генов в поведении является производной от системных процессов сличения афферентации и содержания индивидуального опыта, процессов, которые определяются фактором новизны, т. е. категорией субъективной оценки организмом среды и собственного поведения.

> Активация ранних генов в клетках мозга при поведении наступает при рассогласовании текущей афферентации с акцепторами результатов действий в каких-либо из функциональных систем организма.

Следовательно, взаимоотношение процессов развития нервной системы и научения требует описания на двух различных уровнях. На уровне регуляции экспрессии генов процесс научения действительно составляет с развитием мозга единый континуум. В обоих случаях дифференцировка нервных клеток зависит от активации в них определенных транскрипционных факторов. Некоторые из этих белков кодируются семейством ранних генов. Активация этих генов и в развивающемся, и в обучающемся мозге осуществляется посредством факторов роста, медиаторов и гормонов. Вслед за экспрессией транскрипционных факторов наступает вторая волна активации поздних, или эффекторных, генов. Белковые продукты этих генов выполняют разнообразные

функции в нервных клетках. В частности, молекулы клеточной адгезии и другие синаптические белки изменяют связи нейрона, устанавливая функциональную специализацию клетки в системе межклеточных отношений.

Сходство молекулярных механизмов клеточной специализации на границе между завершающими стадиями созревания нервных связей и началом их модификации в поведении настолько велико, что, пользуясь одними лишь критериями молекулярного анализа, часто невозможно определить, относится ли рассматриваемый клеточный процесс к развитию или к научению.

Однако демаркация между процессами развития и научения отчетливо выявляется при системном анализе проблемы.

Хотя на уровне молекулярно-генетических механизмов научение действительно выступает как продолжающийся процесс развития, на системном уровне управление этим клеточным процессом кардинально меняется при переходе от развития к научению. Оно переходит из-под контроля *локальных клеточных и молекулярных взаимодействий* под контроль более высокого порядка — *общемозговых интегративных процессов*, которые протекают в функциональных системах, составляющих индивидуальный опыт организма.

20.7. Мозг, психика и эволюция генома: на пути к теории нейроэволюции

Сегодня мы находимся только на самых начальных подступах к решению проблемы нейроэволюции — проблемы, которая связывает участие психики и сознания в естественном отборе с мозговыми субстратами этих процессов, их формированием при эмбриональном развитии нервной системы, генами и морфологической эволюцией.

Однако мы уже можем определить основные направления решения этой проблемы и те элементы, из которых должна складываться полноценная теория нейроэволюции.

Ясно, что в эволюции мозга, как и других органов тела, критическую роль играли регуляторные гены, определяющие процессы эмбрионального развития. По-видимому, к таким генам относятся прежде всего гены различных транскрипционных факторов и морфорегуляторных молекул.

Но, в отличие от других соматических органов, в созревшем мозге многие из этих генов вновь активируются в ситуациях новизны и научения. Вследствие этой реактивации нейроны фиксируют свое участие во вновь образующихся функциональных системах за счет долговременного изменения своих синаптических связей. В результате в нервной системе морфогенез, по сути, никогда не прекращается, а лишь переходит под контроль когнитивных процессов, протекающих в созревших функциональных системах.

Таким образом, в отношении мозга две фазы эволюционного цикла — созревание (**первичный системогенез**) и адаптивные модификации (**вторичный системогенез**) функциональных систем, обеспечивающих дифференциальное выживание, — оказываются тесно связанными на уровне механизмов регуляции экспрессии генов (рис. 20.6).

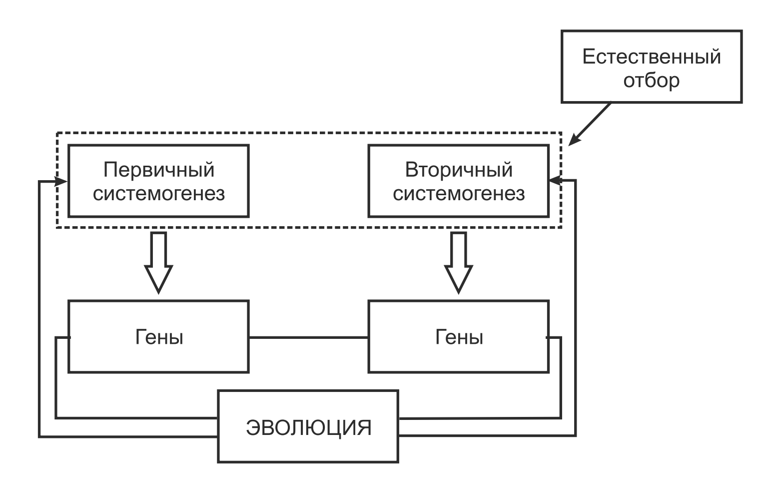


Рис. 20.6. Связь и генетическое родство процессов первичного системогенеза (созревания функциональных систем) и вторичного системогенеза (адаптивной модификации существующих функциональных систем и возникновения новых систем при научении) в эволюционном цикле

Такое сходство естественно заставляет думать об интенсивных эволюционных взаимодействиях и переходах между двумя этими доменами. Есть основания полагать, что именно на путях исследования этих взаимодействий может быть получен ответ на один из наиболее сложных и интересных вопросов современной науки: как мозг стал органом, определяющим эволюцию генома?

Дополнительная литература

Анохин К. В. Молекулярные сценарии консолидации долговременной памяти // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 1997. Т. 47. № 2. С. 262–286.

Корочкин Л. И., Михайлов А. Т. Введение в нейрогенетику. М.: Наука, 2000.

Рис Э., Стенберг М. Введение в молекулярную биологию: от клеток к атому. М.: Мир, 2002.

Роуз С. Устройство памяти. От молекул к сознанию. М.: Мир, 1995.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986.

Глава 21

КЛИНИЧЕСКАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

21.1. Предмет и задачи

Освещение проблем психофизиологии не может считаться достаточно полным, если оно не включает раздела, посвященного психической патологии. Еще И. П. Павлов считал, что психиатрия — своего рода физиологический эксперимент, поставленный самой природой.

С одной стороны, достижение конечной цели психиатрии, т. е. понимание природы психических заболеваний, нахождение методов их диагностики и лечения, невозможно только через наблюдения, анализ и обобщение клинического материала. Необходимо понимание тех глубинных мозговых процессов, которые проявляются в психопатологии. Это стало возможным с развитием современных инструментальных методов исследования мозга, среди которых особая роль принадлежит *картированию электроэнцефалограммы* (ЭЭГ) и другим методам *нейроимиджинга*, или «визуализации живого мозга». Эти методы вкратце описаны в главе 2.

С другой стороны, изучая патофизиологию мыслительных и эмоциональных процессов и сопоставляя ее с нарушениями этих функций при *шизофрении* и *депрессии*, можно обнаружить некоторые нейрофизиологические механизмы, в норме как бы «скрытые» от глаз исследователя, но «обнаженные» у больных.

21.2. Методы исследования

Начиная с 1929 г., когда Ганс Бергер открыл ЭЭГ, и до 1960-х гг., когда была разработана и стала популярной методика исследования вызванных потенциалов (ВП) мозга, исследование ЭЭГ было важным методом в нейрофизиологии. С появлением компьютерной техники в 1980-х гг. стало возможным схематически проецировать электрические поля на поверхность головы, что положило начало развитию методов нейроимиджинга, или визуализации структур и функциональных процессов мозга человека, что имеет особо важное значение для клинической психофизиологии.

21.2.1. Методы визуализации живого мозга

Сюда относятся методы, определяющие структурные изменения мозговой ткани, — компьютерная томография (КТ) и ядерная магнитно-резонансная интроскопия (ЯМРИ) (см. главу 2); методы, оценивающие функциональное состояние ЦНС, — позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ), анализ скорости мозгового кровотока (СМК), который можно также изучать с помощью однофотонной эмис-

сионной компьютерной томографии (СПЕКТ), а также компьютеризованная электроэнцефалографическая топография (КЭТ). Отображение активностей сразу многих областей мозга, позволяющее визуализировать и оценивать различия в уровнях активирования этих областей, часто называют *картированием мозга* и также применяют для исследования таких процессов, как внимание, память, различные виды мышления.

21.2.2. Картирование мозга

В случае, когда для картирования используется отведение медленной электрической активности мозга, получаемое изображение отражает постоянно меняющееся пространственное распределение электрических полей по поверхности головы. **Первое преимущество** подобного картирования мозга заключается в том, что оно основано на количественном анализе ЭЭГ и компьютерной технике. Оно может с успехом применяться только в тех случаях, если исследователь — хороший специалист в области клинической электроэнцефалографии. **Вторым преимуществом** является представление результатов этого анализа в наглядной, легкой для понимания форме. Необходимым требованием к методу выступает применение статистических тестов, позволяющих судить об уровне значимости полученных данных. **Третье преимущество** состоит в том, что картирование — метод, имеющий высокую разрешающую способность. Этот метод постоянно развивается и совершенствуется. Наряду с *картированием спектральной мощности ритмов ЭЭГ* недавно появился метод *картирования внутрикорковых связей*, который будет описан ниже.

Первое преимущество картирования мозга заключается в том, что оно основано на количественном анализе ЭЭГ и компьютерной технике.
Вторым преимуществом является представление результатов этого анализа в наглядной, легкой для понимания форме.
Третье преимущество состоит в том, что картирование — метод, имеющий высокую разрешающую способность.

Особое значение метод картирования мозга имеет для исследования психической патологии, при которой нарушается топографическое распределение биопотенциалов. Многочисленные исследования последних лет показывают, что методы «визуализации живого мозга», о которых говорилось выше, способствовали прогрессу в понимании мозговых основ психических процессов. Патологические изменения психики могут возникать под влиянием множества факторов. В настоящей главе мы рассмотрим те из них, которые возникают при так называемых *функциональных психозах*, т. е. в случаях, когда отсутствует явное органическое поражение головного мозга (травма, опухоль, сосудистые нарушения), причем остановимся только на двух основных функциональных психозах — шизофрении и депрессии.

21.3. Шизофрения

21.3.1. Краткая характеристика заболевания

Название «шизофрения» дал этой болезни Э. Блейлер, который обнаружил ее наиболее существенный признак — группу нарушений психики, проявляющихся в расстройствах восприятия, мышления, эмоций, поведения и «расщеплении пси-

хики». Последняя характерная особенность и есть перевод с греческого языка термина «шизофрения», который происходит от двух корней — «расщепляю» и «душа», или «ум». Имеется целый ряд клинических признаков (прежде всего), а также нейрохимических, психологических, нейрофизиологических; существует целый ряд теорий шизофрении, но ни одна из них не может полностью объяснить все проявления этого заболевания, так как этиология шизофрении остается неизвестной. В данной главе будут изложены нейрофизиологические методы исследования.

Наиболее существенный признак шизофрении — группа нарушений психики, проявляющихся в расстройствах восприятия, мышления, эмоций, поведения и «расщеплении психики».

В настоящее время наиболее адекватным является синдромальный подход к изучению психофизиологии шизофрении, в соответствии с которым больные могут быть разделены на группы по преобладанию позитивных или негативных симптомов. К позитивным симптомам относятся бред и галлюцинации, которые иногда определяют как синдром «нереальности», а также тревожность и повышенная эмоциональная напряженность, которые можно выделить как «активный синдром». К негативным симптомам относятся эмоциональное уплощение, социальная изоляция и обеднение, или «дефект» личности. Больные первой группы, характеризующиеся острой симптоматикой, имеют более сохранную психику и лучший прогноз, чем больные второй группы, которые, как правило, имеют длительное хроническое или особо неблагоприятное течение с быстро развивающимся дефектом личности; эти больные хуже поддаются терапии и имеют неблагоприятный прогноз.

К позитивным симптомам шизофрении относятся бред и галлюцинации, к негативным — эмоциональное уплощение, социальная изоляция и обеднение, или «дефект» личности.

21.3.2. Некоторые особенности мозговых структур и их функций при шизофрении

Названные выше методы визуализации живого мозга дают ценную информацию о состоянии некоторых структур мозга. Наибольшие изменения при шизофрении наблюдаются в лобных и височных областях коры, зрительном бугре, миндалине, гиппокампе; имеют также место увеличение объема желудочков мозга и уменьшение мозолистого тела.

Изменение объема зрительного бугра указывает на нарушения сенсорно-перцептивных процессов, которые и выявляются при исследовании ВП мозга. У больных шизофренией было обнаружено снижение амплитуды поздних компонентов соматосенсорного ВП, особенно волны *P300*. За последнее десятилетие выявлены также изменения и более ранних компонентов ВП, которые рассматриваются как нарушение при шизофрении «фильтрации» сенсорного входа. В главе 11 описан механизм информационного синтеза, который также нарушен при шизофрении.

В ряде исследовательских работ было выявлено нарушение уровня активации различных областей коры головного мозга при шизофрении: понижение активации левого полушария по сравнению с правым и разный уровень активации лобных областей правого и левого полушарий. При помощи *нейропсихологических тестов* обнаружено, что больные с позитивными симптомами лучше, чем здоровые, выполняли тесты на вербальную, а больные с негативными — на невербаль-

ную (пространственную) кратковременную память. Отсюда можно сделать вывод, что у первых более высокий уровень активации височно-гиппокампальных областей левого полушария, а у вторых — правого. *Асимметрия межполушарной активации* при шизофрении получила подтверждение методами визуализации живого мозга.

21.3.3. Картирование спектральной мощности ритмов ЭЭГ при шизофрении

Анализ спектральной мощности ритмов ЭЭГ производится на основе регистрации ЭЭГ. Для выявления патологической картины распределения биоэлектрической активности мозга при шизофрении необходимо исследовать как группы больных, так и здоровую контрольную группу испытуемых. Желательно, чтобы все больные были без медикаментозного лечения или не получали его не менее чем 7 дней до исследования.

В исследовании, проведенном нами, регистрация ЭЭГ осуществлялась от 16 отведений по системе 10–20 с референтными электродами на мочках ушей. Фрагменты ЭЭГ подвергаются быстрому преобразованию Фурье с последующим усреднением. Карты строятся методом интерполяции на основании пространственного распределения мощности ритмов ЭЭГ для каждого отведения во всех частотных диапазонах.

Спектральная мощность ритмов ЭЭГ исследуется в покое (при закрытых глазах) и в когнитивной пробе, направленной на исследование взаимодействия полушарий. Эта проба включала одновременно и умственный счет, и пространственное воображение — от испытуемых требовалось устно подсчитать время по воображаемому циферблату, например от 5 часов вечера сегодняшнего дня до 8 часов утра вчерашнего.

> У больных шизофренией имеет место выраженная асимметрия мощности альфа-ритма, причем направленность асимметрии у двух исследованных групп противоположна.

Обнаружено, что мощность альфа-ритма в затылочных областях в норме симметрична, в то время как у больных шизофренией имеет место выраженная асимметрия, причем направленность асимметрии у двух исследованных групп — противоположна. У больных с позитивной симптоматикой мощность альфа-ритма выше в левой затылочной области (O1), а с негативной — в правой (O2) (рис. 21.1). Коэффициент асимметрии для альфа-ритма в затылочных областях при шизофрении с позитивными и негативными симптомами равен 9,0 и −14,5, соответственно. Эти различия достоверно, хотя и разнонаправленно, отличаются от нормы (где коэффициент 1,9 незначим). При открывании глаз асимметрия у больных шизофренией становилась достоверной и в париетальных областях и сохранялась такой же при выполнении пробы. Таким образом, у подгруппы больных с позитивной симптоматикой мощность альфа-ритма в левом заднем квадранте выше, чем в правом (рис. 21.1, Б), что может указывать на повышенную активацию правого заднего квадранта. У больных с негативной симптоматикой, напротив, мощность альфа-ритма выше в правом заднем квадранте (рис. 21.1, В), что указывает на повышенную активацию теменно-затылочных областей левого полушария. Как показали исследования Грузелье (J. H. Gruzelier), у больных шизофренией с позитивными и негативными симптомами асимметрия обнаружива-

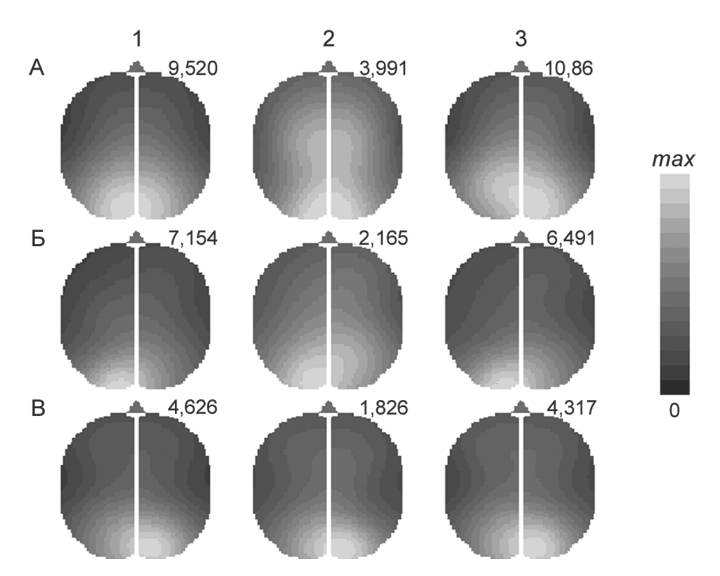


Рис. 21.1. Распределение спектральной мощности альфа-ритма

А — в покое; Б — при открывании глаз; В — во время выполнения когнитивной пробы; 1 — здоровые; 2 — больные с позитивными симптомами; 3 — больные с негативными симптомами. Шкала в правой части рисунка указывает численное значение показателя спектральной мощности

ется в передних корковых квадрантах. Обнаруженная асимметрия активации определенных зон коры и несоответствие ее уровня в передних и задних мозговых областях, по-видимому, обусловливает также нарушение их частотного соответствия. Эти исследования легли в основу нового направления в картировании мозга при шизофрении — картирования внутрикоркового взаимодействия на различных «резонансных» частотах.

21.3.4. Картирование внутрикоркового взаимодействия при шизофрении

Шизофрения — заболевание, которое связано в основном не с поражением определенных структур мозга, а с *нарушением взаимоотношений* между этими структурами, с их *функциональной дезинтеграцией*. Электрофизиологически нарушения взаимоотношений между мозговыми структурами изучаются с помощью методов синхронизации биопотенциалов, корреляционного анализа, когерентности и картирования внутрикорковых связей.

Когерентность — степень синхронизации, основанная на оценке интеграции между различными отделами мозга на частоте, усредненной для всего частотного диапазона у каждого испытуемого. М. Н. Ливанов считал, что синхронизация создает условия для возникновения функциональной связи и, возможно, является выражением этой связи.

А. М. Иваницкий разработал метод картирования внутрикорковых связей (*Intracortical Interaction Mapping*, *IIM*), который основан на идее М. Н. Ливанова о том, что точное совпадение (синхронизация) по частоте компонентов спектров

ЭЭГ различных корковых областей указывает на наличие связей между ними. Процедура, используемая для данного метода, состоит в следующем. После быстрого преобразования Фурье спектры мощности подвергают трехкратному сглаживанию, затем компьютер определяет три наиболее высоких по амплитуде пика в каждом из диапазонов ЭЭГ. Пики определяют как спектральные точки, амплитуда которых больше, чем амплитуда двух соседних точек. Благодаря процедуре сглаживания обычно в каждой такой полосе остаются по 2–4 спектра. Путем сопоставления выявляются пики, которые точно совпадают по частоте в данном и каждом из остальных отведений. После этого для каждой области и для каждого диапазона ЭЭГ подсчитывается число совпадающих пиков. Это число затем нормализуется путем деления числа совпадающих пиков на число электродов минус единица, чтобы избежать влияния числа используемых электродов на характеристики взаимодействия. На основе этих данных методом интерполяции строится карта мозга, на которой корковые зоны, отличающиеся по числу связей с другими областями, соединяются «стрелками».

Шизофрения — заболевание, которое связано в основном не с поражением определенных структур мозга, а с ***нарушением взаимоотношений*** между структурами, с их ***функциональной***

Нами разработана модификация этого метода, которая заключается в том, что после нахождения пиков, совпадающих по частоте в отведениях от различных областей, связи между этими пиками не усредняются, а по вероятности их появления выделяются наиболее типичные из них; достоверность этих связей определяется по методу Монте-Карло.

21.3.5. Взаимосвязи между корковыми областями на высокочастотном бета-ритме

Наибольший интерес представляет собой проблема взаимосвязей на высокочастотном бета-ритме, поскольку на этой частоте, согласно последним данным, осуществляется взаимодействие (*binding*) между различными отделами мозга во время сенсорно-перцептивных процессов при когнитивной деятельности и мышлении.

При шизофрении **архитектура внутрикорковых связей** на высокочастотном бета-ритме значительно отличается от нормы. На рис. 21.2 приведены результаты нашего исследования когерентности у групп здоровых (верхний ряд), больных шизофренией с позитивными симптомами (средний ряд) и больных шизофренией с негативными симптомами (нижний ряд). Как видно из рисунка, у здоровых в состоянии покоя имеется только две межполушарные связи — между центральными и затылочными областями. При выполнении когнитивного задания количество межполушарных связей у здоровых увеличивается до восьми, причем наряду с прямыми связями — между всеми гомологичными отведениями наблюдаются также диагональные связи — между лобными отведениями каждого из полушарий с центральными отведениями противоположных полушарий, а также между левым центральным и правым теменным и между правым теменным и левым затылочным отведениями.

У больных шизофренией обеих групп с помощью этого метода удалось выявить полное отсутствие межполушарных связей на высокочастотном бета-ритме как в состоянии покоя, так и при выполнении когнитивной пробы.

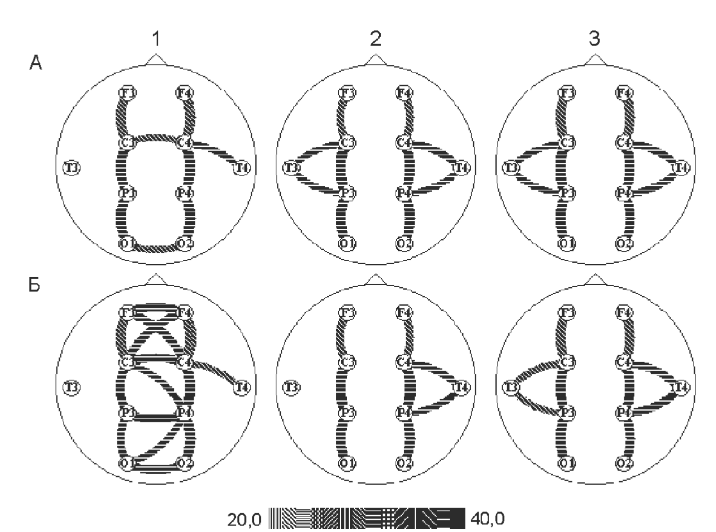


Рис. 21.2. Взаимосвязи на высокочастотном бета-ритме, полученные методом ***когерентности***

А — в покое; Б — во время выполнения когнитивного задания; 1 — здоровые; 2 — больные с позитивными симптомами; 3 — больные с негативными симптомами. Шкала в нижней части рисунка соответствует частотам, на которых обнаруживаются связи

Таким образом, феномен «связывания» (*binding*) различных, пространственно удаленных мозговых областей коры в процессе когнитивной деятельности при шизофрении нарушен. Подобные нарушения интеграции у больных шизофренией описаны в современной литературе, однако в исследованиях других авторов давались пробы на одно из полушарий, тогда как в нашем исследовании предъявлялась проба, специально направленная на исследование интеграции между двумя полушариями. Можно предполагать, что дезинтеграция, «разрыв» большого числа нейронных связей, в большей степени межполушарных, по-видимому, обусловливает неспособность больных шизофренией к адекватной активации корковых областей в условиях когнитивной деятельности.

> При выполнении когнитивного задания количество межполушарных связей у здоровых увеличивается до восьми. У больных шизофренией обеих групп с помощью этого метода удалось выявить полное отсутствие межполушарных связей.

Методом исследования **внутрикорковых связей** (с вычислением средней по группе частоты) были получены данные, сходные с теми, которые получены методом когерентности, однако у обеих групп больных было выявлено по одной межполушарной связи при выполнении когнитивной деятельности — между затылочными областями (рис. 21.3). Интересно, что в состоянии покоя у больных первой группы имелись четыре межполушарные связи, которые парадоксальным образом исчезли при выполнении задания. Полученные этим методом данные в основном подтверждают вывод о нарушении межполушарных связей при шизофрении и, кроме того, позволяют отметить еще два момента. Во-первых, наличие одной межполушарной связи у каждой группы больных свидетельствует о большей чувствительности метода исследования усредненных внутрикорковых связей по сравнению с когерентностью. Во-вторых,

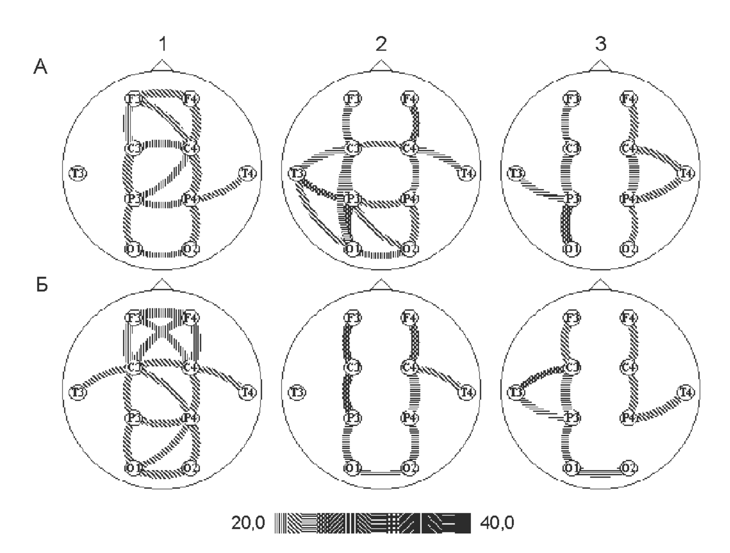


Рис. 21.3. Связи на высокочастотном бета-ритме, полученные ***при картировании усредненных связей***

А — в покое; Б — во время выполнения когнитивного задания; 1 — здоровые; 2 — больные с позитивными симптомами; 3 — больные с негативными симптомами. Шкала в нижней части рисунка соответствует частотам, на которых обнаруживаются связи

наличие межполушарных связей только на уровне затылочных областей может указывать на проведение информации не через мозолистое тело, а, возможно, через задние спайки свода (*comissura fornicis*) или подкорковые структуры. Данные о затруднении проведения информации через мозолистое тело согласуются с данными об уменьшении у больных размера мозолистого тела.

Самые интересные данные о характере взаимосвязей на высокочастотном бета-ритме могут быть получены с помощью третьего метода — определения наиболее ***типичных*** для каждой группы связей; в норме наиболее типичными оказались связи на частоте приблизительно 40 Гц.

Самые интересные данные о характере взаимосвязей на высокочастотном бета-ритме были получены с помощью третьего метода — **определения наиболее типичных для каждой группы связей**, — который позволяет определить не только наличие или отсутствие связей, но и частоту, с которой они появляются, поскольку, как уже отмечалось, частота в этом методе не усредняется по группе. С помощью этого метода было показано (рис. 21.4), что в норме наиболее типичными оказались связи на частоте приблизительно 40 Гц, которые характерны для феномена взаимодействия (*binding*). В состоянии покоя на этой частоте отмечались связи между теменной и височной областями левого полушария и между центральной и затылочной областями правого; внутриполушарные связи регистрировались между левой лобной и правой центральной, а также между затылочными областями. При выполнении когнитивной пробы появлялось четыре межполушарные связи на частоте 38 Гц: правой центральной области с лобной, височной, теменной и затылочной областями и шесть внутриполушарных (в левом полушарии).

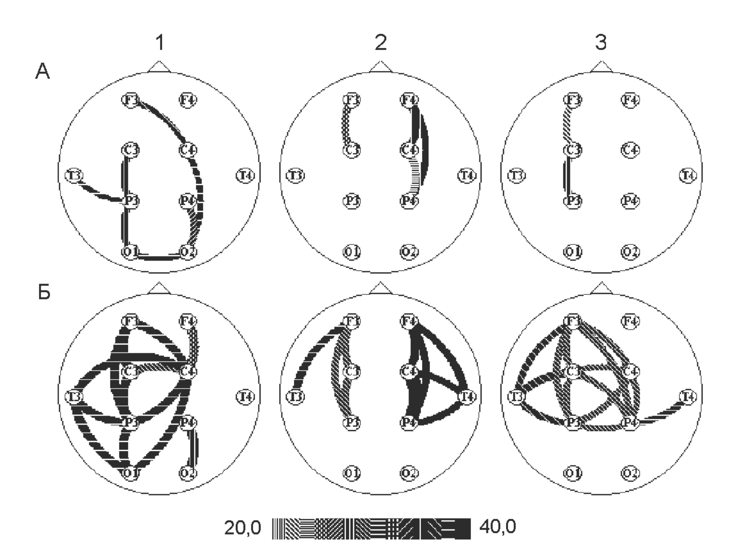


Рис. 21.4. Связи на высокочастотном бета-ритме, полученные при ***картировании типичных связей***

А — в покое; Б — во время выполнения когнитивного задания; 1 — здоровые; 2 — больные с позитивными симптомами; 3 — больные с негативными симптомами. Шкала в нижней части рисунка соответствует частотам, на которых обнаруживаются связи

У больных с позитивной симптоматикой межполушарные связи отсутствуют. При когнитивной деятельности у них наблюдаются внутриполушарные связи на частоте около 40 Гц — между лобной и височной областями в обоих полушариях; в правом полушарии имеются также связи височной области с центральной и теменной, теменной с лобной и центральной областями.

У больных шизофренией с негативной симптоматикой на частоте около 40 Гц имеется только три связи, возникающие в правом полушарии при когнитивной деятельности, — между правой височной и лобной, центральной и теменной областями.

> У больных с позитивной симптоматикой межполушарные связи отсутствуют.

Таким образом, третий метод исследования внутрикоркового взаимодействия (метод исследования типичных для группы связей) позволяет выявить *нарушения межполушарного взаимодействия* на частоте около 40 Гц у обеих групп больных шизофренией. Однако если у острых больных с позитивными симптомами межполушарные связи вообще отсутствуют, то у больных с негативными симптомами возникает *новая сеть взаимосвязей* на относительно низкой частоте бета-ритма — около 30 Гц. У острых больных полное разрушение сети межполушарных связей обусловлено высокой вариабельностью физиологических показателей, которая, в свою очередь, определяет разнообразие клинических симптомов. Образование новой сети взаимосвязей на отличной от нормы частоте у больных с негативными симптомами может указывать на переход заболевания в хроническую стадию. Можно

> У больных шизофренией с негативной симптоматикой на частоте около 40 Гц имеется только три связи, возникающие в правом полушарии.

предположить, что нарушение соответствия частотных спектров двух полушарий при шизофрении, обусловленное разными уровнями их активации, препятствует межполушарной передаче и «приему» информации.

В современных исследованиях показано, что бета-ритм может возникать из гамма-ритма (частотой выше 40 Гц), который и обусловливает наблюдающиеся при шизофрении нарушения взаимосвязей. Гамма-ритм при предъявлении новых стимулов превращается в высокочастотный бета-ритм, что указывает на связь этого процесса с памятью. Нарушения взаимосвязей по данному ритму коррелируют с нарушениями памяти при шизофрении.

Тот факт, что в норме межполушарные связи по высокочастотному бета-ритму, выполняющему активационную функцию, повышаются при когнитивной деятельности, а при шизофрении отсутствуют или возникают на более низкой частоте, может быть связан с нарушением при шизофрении шипикового аппарата тормозных интернейронов, участвующих в генерации гамма-ритма. Несомненно, описанные выше предположительные *механизмы нарушения внутрикоркового взаимодействия при шизофрении* будут постоянно дополняться как электрофизиологическими, так и биохимическими данными. В частности, уже известно, что образование гамма-ритма опосредуется рядом медиаторов, в частности гамма-аминомасляной кислотой (ГАМК).

21.3.6. Взаимосвязи на других частотах

Предполагается, что между быстрыми и медленным ритмами ЭЭГ имеется связь, которую можно выразить математически. Характерно, что связь между нарушениями самого быстрого — гамма-ритма при шизофрении сочетается с нарушениями самого медленного — дельта-ритма. Повышение у больных шизофренией по сравнению с нормой дельта-ритма в передних мозговых областях называется гипофронтальностью. Считается, что гипофронтальность лежит в основе **когнитивного дефицита при шизофрении**.

Исследование когерентности выявило у больных отсутствие наблюдающихся в норме внутрикорковых связей по альфа-ритму между лобными и височными областями обоих полушарий при выполнении когнитивной пробы (рис. 21.5). Важно отметить, что о нарушении этих же отделов при шизофрении можно судить на основании результатов исследования нейропсихологических тестов.

Представляет интерес то, что межполушарные связи по тета-ритму, также исследованные методом когерентного анализа, у обеих групп больных шизофренией не выявлены (рис. 21.6). Этот факт подтверждает предположение о нарушении проведения информации через мозолистое тело.

21.4. Депрессия

21.4.1 Общая характеристика заболевания

Еще в XIX в. невропатологи отмечали, что инсульт в левом полушарии сопровождается пониженным, тоскливым настроением больного, тогда как при инсульте в правом, напротив, наблюдается повышенное настроение, эйфория и гипомания, иногда с неадекватным поведением и дурашливостью. Это указывает на связь левого полушария с положительными эмоциями, а правого — с отрица-

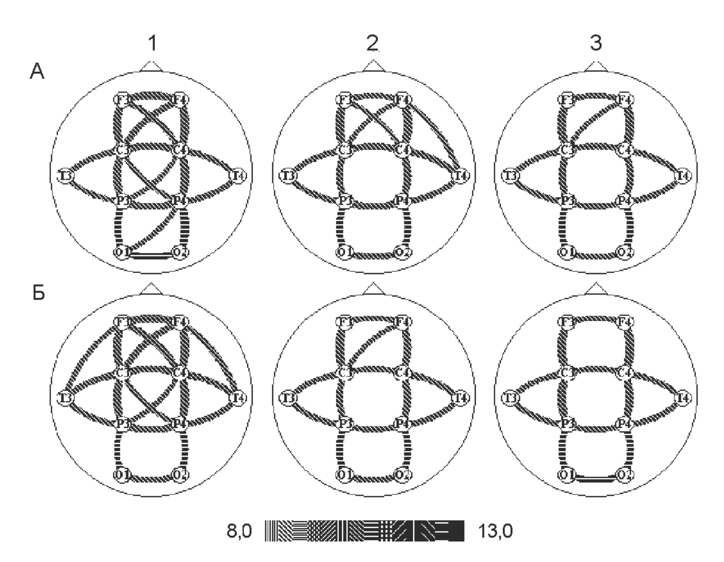


Рис. 21.5. Взаимосвязи на альфа-ритме, полученные методом ***когерентности***

А — в покое; Б — во время выполнения когнитивного задания; 1 — здоровые; 2 — больные с позитивными симптомами; 3 — больные с негативными симптомами. Шкала в нижней части рисунка соответствует частотам, на которых обнаруживаются связи

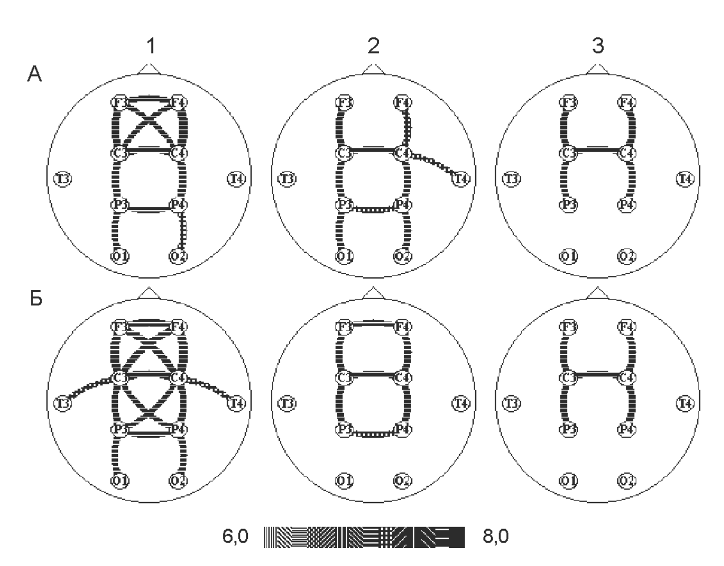


Рис. 21.6. Взаимосвязи на тета-ритме (6–8 Гц), полученные методом ***когерентности***

А — в покое; Б — во время выполнения когнитивного задания; 1 — здоровые; 2 — больные с позитивными симптомами; 3 — больные с негативными симптомами. Шкала в нижней части рисунка соответствует частотам, на которых обнаруживаются связи

При депрессии, в отличие от шизофрении, повышенная активация правого переднего коркового квадранта сочетается с пониженной активацией правого заднего квадранта; в левом полушарии имеют место обратные взаимоотношения.

тельными. В то же время нейрофизологическая картина нарушений при так называемой **эндогенной депрессии**, т. е. не связанной с какими-либо внешними факторами — нарушениями органического характера, явными стрессами, гораздо более сложна. При депрессии, в отличие от шизофрении, повышенная активация правого переднего коркового квадранта сочетается с пониженной активацией правого заднего квадранта; в левом полушарии имеют место обратные взаимоотношения. Депрессия — это в основном нарушение эмоций, мозговой основой которых, как хорошо известно из экспериментальных данных, являются лимбическая система и старая кора. Это состояние, обусловленное функцией более древних в эволюционном отношении структур мозга, иногда наблюдается и у животных (например, собака, умирающая от голода на могиле хозяина), в то время как эволюционно более новое образование — кора больших полушарий, — связана с функциональной асимметрией и языком, который у животных отсутствует.

Этиология депрессии, так же как и шизофрении, остается неизвестной. Большую роль в развитии депрессии играют, по-видимому, нарушения регуляции системы биогенных аминов. Главными отличительными признаками депрессии являются нарушение настроения и аффекта, причем *настроение* характеризует *внутреннее эмоциональное состояние*, а *аффект — его внешнее выражение*.

Расстройства настроения представляют собой группу клинических состояний, характеризующихся нарушением настроения, потерей способности контролировать свои аффекты и субъективным ощущением тяжелых страданий. У больных с депрессивным настроением отмечается снижение энергичности и интереса к жизни, чувство вины, они испытывают трудность при необходимости сосредоточиться, теряют аппетит и высказывают мысли о смерти и самоубийстве. Больные с приподнятым настроением обнаруживают экспансивность, полет идей, у них наблюдается уменьшение времени сна, повышение самооценки и наличие грандиозных идей. Часто, но не всегда, приступы депрессии сочетаются с приступами мании, а иногда наблюдаются и смешанные формы. Однако наиболее характерны приступы «чистой», или **униполярной депрессии**.

Сведения о депрессиях сохранились с древних времен и описаны в Ветхом Завете (история короля Саула) и «Илиаде» Гомера (рассказ о самоубийстве Аякса). Эмиль Крепелин в 1896 г., использовав знания французских и немецких психиатров, создал концепцию маниакально-депрессивного психоза, включающую критерии, большинством из которых и в настоящее время пользуются психиатры для установления диагноза. Отсутствие дефекта личности и злокачественного течения при маниакально-депрессивных психозах позволило отдифференцировать их от шизофрении.

21.4.2. Исследование эмоциональных и когнитивных функций при депрессии методом вызванного потенциала (ВП) мозга

У больных депрессией не обнаружено значительных нарушений когнитивных функций; в значительно большей степени, как это показано в исследованиях, ис-

пользующих регистрацию ВП мозга, отмечаются *нарушения внимания*. Важным методом для исследования этого заболевания является изучение распознавания эмоций.

При исследовании ВП мозга, получаемых на выигрыш и проигрыш мяча при игре в видеотеннис, было показано, что у здоровых важную роль в организации положительных эмоций играет активация левого полушария, а отрицательных — правого: в первом случае отмечалась более выраженная активация левого полушария, во втором — правого. При этом особенно важно, что активность передних и задних отделов каждого из полушарий в обоих случаях изменяется однонаправленно. У больных депрессией картина межполушарных отношений как при успешном, так и при неудачном завершении деятельности одинакова и характеризуется отсутствием однонаправленных сдвигов биопотенциалов передних и задних отделов полушарий при формировании реакций на эмоционально значимые события. Таким образом, разобщенность между передними и задними отделами мозга, определяемая по уровню их активации, играет важнейшую роль в патогенезе депрессии.

Разобщенность между передними и задними отделами мозга мы назвали ***поперечной функциональной блокадой.***

Эта разобщенность между передними и задними отделами мозга, которую мы назвали **поперечной функциональной блокадой**, была в дальнейшем прослежена в исследовании соматосенсорного ВП. Испытуемым предъявляли стимулы трех типов (стимулировали правую руку, левую руку и обе руки одновременно), и они должны были осуществлять выбор реакции из трех альтернатив. На стимуляцию правой руки следовало отвечать нажатием кнопки левой рукой, на стимуляцию левой руки — нажатием кнопки правой рукой, на стимуляцию обеих рук одновременно — не нажимать ни на одну из кнопок. Было исследовано две группы испытуемых — группа здоровых людей и группа больных депрессией в возрасте от 20 до 40 лет. У всех больных был диагностирован депрессивный синдром длительностью от 1 до 3 лет.

В состоянии больных отмечалось снижение настроения, подавленность с чувством тоски разной интенсивности и моторная заторможенность. У них также имела место идеаторная заторможенность с плохой сообразительностью и невозможностью сосредоточить свои мысли.

Основной механизм депрессии — рассогласование активирования передних и задних мозговых отделов.

ВП регистрировали на первые и последние 200 стимулов (в начале и в конце стимуляции) обоих полушарий от передних, лобных и задне-ассоциативных соматосенсорных областей.

У здоровых лиц в начале стимуляции отсутствовали достоверные различия между амплитудой поздних волн ВП в соматосенсорных и лобных областях. Это позволяет считать, что биопотенциалы данных областей характеризовались определенным сходством или синхронностью.

В конце стимуляции амплитуда волны *P300* достоверно понижалась в обеих соматосенсорных областях, т. е. поздняя часть ВП как бы сдвигалась в негативную сторону. Аналогичное изменение в лобных областях отсутствовало. Эта относительная негативация характеризует рассогласование активирования передних и задних мозговых отделов, что сопровождается ухудшением качества деятельности: время реакции и число ошибок увеличивается.

У больных депрессией в начале стимуляции в левой соматосенсорной области амплитуда всех положительных волн ВП была достоверно снижена по сравнению с нормой. Таким образом, негативация ВП (по волне *P300*) левой соматосенсорной области, имевшая место в норме лишь после длительной стимуляции, у больных наблюдалась уже в начале стимуляции в процессе решения задачи по выбору из трех альтернатив, причем она охватывала и более раннюю часть ВП. Аналогичного снижения амплитуды волны *P300* в лобных областях у них не было, в результате чего обнаруживалось нарушение сходства между волной *P300* в лобных и проекционных областях. Обращает на себя внимание тот факт, что эти патологические изменения были выражены у больных именно в левом полушарии, которое в норме связывается с положительными эмоциями.

После длительного периода стимуляции у больных, у которых уже в самом начале стимуляции отмечалась некоторая негативация по сравнению с нормой ВП левой соматосенсорной области, дальнейшего усиления этой негативации больше не наблюдалось.

Негативация вызванной активности, наблюдавшаяся у здоровых в конце стимуляции, по-видимому, является нейрофизиологическим выражением процесса утомления в результате монотонной деятельности, требующей, однако, активного внимания. Наличие подобной негативации у больных депрессией уже в начале стимуляции указывает на некоторое сходство нейрофизиологических механизмов этого заболевания с функциональным состоянием здорового мозга при утомлении. Отсутствие же дальнейшей негативации вызванной активности у больных в процессе выполнения деятельности по выбору из трех альтернатив сопоставимо с отсутствием у них клинических признаков утомления. Напротив, в конце исследования у них отмечалось значительное улучшение психического состояния: уменьшение тоски и тревоги, повышение настроения, улучшение в идеаторной сфере — повышение способности сосредоточиться, сконцентрировать внимание, хотя это наблюдалось на фоне некоторой физической усталости. Больные отмечали, что «голова стала яснее», более четко и дифференцированно воспринимали окружающее, повышалась активность мыслительных процессов и эмоциональных реакций. Улучшались также показатели качества деятельности, которые, однако, оставались сниженными по сравнению с нормой. Таким образом, под влиянием длительной стимуляции, сочетающейся с ответной деятельностью, у больных депрессией наблюдалась некоторая нормализация функционального состояния мозга.

По-видимому, большую роль в этой нормализации играет тот факт, что после длительной стимуляции у них исчезает «блокада» между передними и задними областями мозга левого полушария в интервале, соответствующем волне *P300*, что, возможно, облегчает развитие взаимосвязи и обмена импульсацией между этими областями и улучшает качество деятельности.

Представляет значительный интерес, что после длительной стимуляции у депрессивных больных функциональная блокада ослабевает, что способствует облегчению взаимосвязей и обмена импульсацией между ними, а также, по-видимому, обусловливает улучшение психического состояния больных. Это позволяет рекомендовать *метод сенсорной стимуляции* в сочетании с активной деятельностью как вспомогательный метод лечения больных депрессией.

21.4.3. Картирование спектральной мощности ритмов ЭЭГ при депрессии

Использование метода картирования мозга послужило дальнейшему развитию исследований «функциональной блокады». Картирование спектральной мощности альфа-ритма у больных эндогенной депрессией и больных реактивной депрессией по сравнению со здоровыми выявило у первой группы два фокуса повышенной активации, определяемых по снижению спектральной мощности альфа-ритма (рис. 21.7). Первый фокус, выявляемый у обеих групп больных, располагается в передних областях правого полушария, где мощность альфа-ритма значимо снижена по сравнению с нормой и с симметричными областями левого полушария. Второй фокус повышенной активации, наблюдающийся только у больных эндогенной депрессией, находился в задних областях левого полушария, где мощность альфа-ритма была также достоверно снижена. Соответственно левый передний и правый задний корковые квадранты у этих больных менее активированы. Спектральная мощность бета-ритма у обеих групп больных повышена в правом переднем корковом квадранте, и у больных реактивной депрессией это единственный фокус повышенной активации. Таким образом, у больных депрессией обнаруживается повышение активации корковых зон, регулирующих отрицательные эмоции и, соответственно, понижение активации областей, связанных с регуляцией положительных эмоций. У больных эндогенной депрессией, кроме того, отмечается асимметрия задних отделов мозга, что в целом создает архитектонику нарушения как меж-, так и внутриполушарного взаимодействия.

У больных депрессией обнаруживается повышение активации корковых зон, регулирующих отрицательные эмоции и, соответственно, понижение активации областей, связанных с регуляцией положительных эмоций.

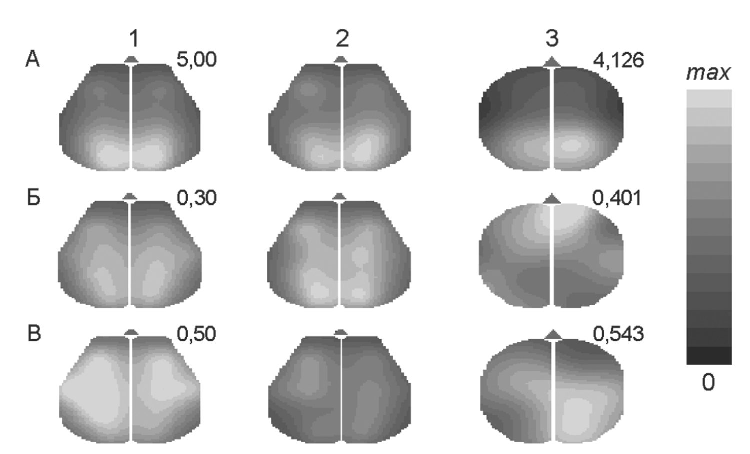


Рис. 21.7. Распределение спектральной мощности

А — альфа-ритм; Б — бета-ритм; В — взаимосвязи на альфа-ритме; 1 — здоровые; 2 — больные эндогенной депрессией; 3 — больные реактивной депрессией (В) в покое (А, Б) и при открывании глаз (В). Шкала в правой части рисунка соответствует численным значениям показателей

Имеются различия между группами здоровых и больных депрессией и по другим ритмам. Суммарная (по всем отведениям) мощность всех ритмов, за исключением тета-ритма, снижается, а тета-ритма, напротив, повышается по сравнению с нормой.

При функциональных нагрузках (открывании глаз и счете) при депрессии наблюдается достоверно меньшее, чем в норме, снижение мощности альфа-ритма, т. е. достоверное снижение реактивности. Кроме того, в этих ситуациях при депрессии наблюдается значительное повышение суммарной мощности тета-ритма. Во всех ситуациях у больных остается неизменным и стойким фокус повышенной мощности бета-ритма в правом переднем корковом квадранте.

21.4.4. Картирование внутрикорковых связей при депрессии

В отличие от симметричной картины внутрикорковых связей в норме (рис. 21.7, В, 1) при депрессии отмечается асимметрия этого показателя: связи значительно снижены в двух фокусах повышенной активации, обнаруживаемых по показателю мощности альфа- и бета-ритмов — в правом переднем и левом заднем корковых квадрантах (рис. 21.7, В, 2 и 3). Снижение внутрикорковых связей в фокусах повышенной активации свидетельствует о *застойном характере возбуждения в этих фокусах*.

21.4.5. Анатомо-физиологические основы патологии эмоций при депрессии

Как уже говорилось, диссоциация между уровнем активации внутри каждого из полушарий при депрессии обозначена нами как «поперечная функциональная блокада». Блокада имеет также место между корой головного мозга и лимбической системой, тесно связанной с эмоциональной сферой. При этом повышенная активация правого коркового квадранта, который, как уже отмечалось, является зоной, вовлеченной в регуляцию отрицательных эмоций, играет важнейшую роль в механизме депрессии. Это подтверждается исследованиями реактивной депрессии и стресса, из которых следует, что повышенная активация переднего полюса коры может быть пусковым механизмом в развитии *психоэмоционального напряжения* и депрессии.

Поперечная функциональная блокада препятствует нормальному проведению возбуждения из воспринимающих областей в «исполнительные» и может стать причиной психической и моторной заторможенности больных.

Повышение активации правой лобной области и относительное понижение левой при стрессе и депрессии соответствует положениям информационной теории эмоций П. В. Симонова (см. главу 7). Согласно взглядам этого автора, отрицательные эмоции возникают в том случае, когда необходимая для удовлетворения потребности информация, интегрируемая в правой лобной области, превышает имеющуюся, которая представлена преимущественно в левой лобной области.

Данные о повышении и понижении активации соответствующих корковых областей согласуются с результатами многих исследований. По модели Геллер (W. Heller), построенной преимущественно на нейропсихологических данных, интенсивность эмоционального переживания зависит от правой теменной области, которая, однако, не определяет его знак. Эта функция связана с двумя фрон-

тальными отделами: возбуждение левой лобной области придает эмоциям положительную окраску, правой — отрицательную.

Застойный характер взаимосвязей между правой лобной областью, регулирующей отрицательные эмоции, и другими отделами мозга и снижение реактивности в диапазоне альфа-ритма, так же как и повышение мощности тета-ритма, дополняют нейрофизиологическую картину депрессии.

21.5. Эволюционные аспекты шизофрении и депрессии

Возникновение шизофрении в эволюционном плане связано с усложнением структуры мозга, в частности с появлением «новой» коры, со специализацией полушарий (по речи), которая свойственна только человеку. В норме оба полушария тесно взаимодействуют при строго сбалансированном вкладе каждого из них и контроле левого «доминантного» (по речи) полушария над правым. Это сравнительно новое раздельное, хотя и взаимосвязанное, управление выполнением функций высокоспециализированными клетками новой коры способствовало, как известно, огромному прогрессу в развитии человечества. «Платой» за вновь приобретенные возможности своего мозга явилась незащищенность новой коры по сравнению со старой. Наиболее слабым звеном этой новой системы оказалось межполушарное взаимодействие.

Второе, важнейшее как по распространенности, так и по тяжести психическое заболевание — депрессия — связано, напротив, в большей степени с функциями старой, эволюционно более древней коры и со структурами лимбической системы. Это подтверждается многочисленными фактами, в том числе подверженностью депрессии некоторых животных, не обладающих в полной мере новой корой со специализацией полушарий и четким взаимодействием между ними. В частности, депрессивные проявления могут наблюдаться у кошек и собак. Яркий пример такого депрессивного состояния — смерть собаки от голода на могиле хозяина, откуда ее невозможно увести.

В исследование как шизофрении, так и депрессии картирование мозга внесло более весомый вклад, чем ранее существующие методы. Конечно, нельзя отрицать прогресса, наблюдавшегося в области исследования *нейрофизиологических механизмов психических расстройств*, достигнутого с помощью метода исследования вызванных потенциалов мозга. Однако эти психические заболевания, особенно депрессия, как оказалось, характеризуются «топографическими» нарушениями, в частности различным уровнем активации отдельных корковых зон, и это удалось отчетливо показать с помощью методов картирования.

21.6. Нарушение внутрикорковых связей — ключевое звено в патогенетических механизмах шизофрении и депрессии

В заключение необходимо отметить, что шизофрения, начинающаяся с нарушений когнитивной функции, по мере ее прогрессирования начинает сопровождаться

эмоциональными расстройствами. Больные становятся равнодушными, теряют чувство любви к близким, общение с которыми приобретает только прагматический характер — принимают у них пищу, подарки без благодарности и чувства душевной близости. Эмоциональные расстройства постепенно усиливаются, приобретая наибольшую выраженность в состоянии «**дефекта личности**», которым заканчиваются тяжелые формы этого заболевания.

С другой стороны, по мере прогрессирования тяжелых форм депрессии также отмечается нарастание расстройств когнитивных функций — внимания, памяти, способности выполнять какие-либо сложные задачи. Однако нарушений типа шизофренического «дефекта личности» у больных не происходит.

Таким образом, шизофрению можно рассматривать как модель преимущественно когнитивных расстройств, а эмоциональные нарушения при этом заболевании являются вторичными, как бы производными от первичных нарушений мышления. При депрессии, напротив, эмоциональные нарушения являются первичными и доминирующими, а сравнительно незначительные когнитивные — вторичными, сопутствующими.

Названные особенности шизофрении и депрессии, как было показано выше, соответствуют обнаруженным при этих заболеваниях нарушениям меж- и внутриполушарных взаимоотношений. Так, при острой шизофрении (с позитивными симптомами) отмечается нарушение системы межполушарных связей, которую еще можно восстановить и при правильном лечении надеяться на хороший прогноз. С другой стороны, при хронической шизофрении (с негативными симптомами) уже возникает новая патологическая сеть межполушарных связей на низкой частоте; такую сеть разрушить значительно труднее, и прогноз в этом случае хуже. Что касается депрессии, то описанный выше нелекарственный патогенетический способ лечения этого заболевания способствует нормализации взаимодействия между передними и задними мозговыми отделами, что приводит к значительному улучшению клинического состояния больного.

Дополнительная литература

Иваницкий А. М. Мозговые механизмы оценки сигналов. М.: Медицина, 1976.

Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М.: Наука, 1972.

Стрелец В. Б. Болезнь раздвоенного мозга // Природа. 1999. № 8. С. 163–171.

Глава 22

СОЦИАЛЬНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

22.1. От социобиологии — к социальной психофизиологии

> В тот момент, когда он (человек) начинает отделять более точно качества, принадлежащие природе, от качеств, принадлежащих ему лично, он тотчас же видит, что последние так же естественны и так же глубоко внедрены в нем, как и первые.
>
> *М. Метерлинк*

Обычно считается, что человека создают условия жизни и воспитания. Не оспаривая этот тезис, уточним только, что, несмотря на приоритет, влияние среды и культуры не монопольно. Социальное поведение людей имеет эволюционную предысторию и реальную генетическую основу, которая появилась в результате медленного и постепенного отбора. Возникнув в результате преемственности и развития, оно корнями уходит в инстинктивное поведение животных. Групповые отношения людей, если они бессознательны, во многом подобны поведению животных.

«Животное» происхождение, однако, не исключает *биологической* уникальности человеческого сообщества. Если рассматривать совместную жизнь животных в восходящем ряду, завершением которого является человеческое сообщество, то обнаруживается, что по мере продвижения от простого к сложному индивидуальность членов сообщества совершенствуется и в конечном счете становится неповторимой и физически, и психически. Но, в отличие от животных, наиболее весомый вклад в неисчерпаемое разнообразие людей вносит не врожденный, а персональный, прижизненный опыт. Однако и сама наша способность изменяться в течение всей жизни, приобретая этот опыт (в том числе культурный), определена эволюцией генома. Предельная видовая гетерогенность людей — это и культурный, и биологический феномен, поскольку отвечает общей стратегии жизни, согласно которой чем более разнообразна биомасса, тем шире возможности освоения среды и тем выше устойчивость биомассы к изменениям окружающих условий. Неизбежным следствием индивидуальной неповторимости является формирование в филогенезе социального познания как своеобразного познавательного

модуля, направленного на персональную идентификацию и персональные отношения между членами сообщества. Такая специализация наложила определенный отпечаток на функционирование мозга и проявилась в существовании мозговых субсистем, избирательно реагирующих на социальные стимулы.

Человек рождается не *tabula rasa*, а с набором задатков, характеризующих его как представителя определенного биологического вида и мотивирующих определенные формы его социального поведения. Изучением биологических основ социального поведения — не всегда видимых за наслоениями культуры, но от этого не теряющих своей значимости, — заняты представители таких наук, как *этология*, *зоопсихология*, *психогенетика*, *эволюционная биология*, *эволюционная психология* и, наконец, собственно *социобиология*. Каково же место психофизиологии, точнее, **социальной психофизиологии**, в этом ряду дисциплин? Каждая наука (или научное направление) характеризуется своим предметом и методами исследования. Предметом «классической психофизиологии» является изучение физиологических механизмов психических процессов, состояний и индивидуальных различий (см. также главу 14). Следуя этому определению, *предметом* социальной психофизиологии должно стать изучение физиологических механизмов таких психических процессов и состояний, которые существенным (специфическим) образом связаны с обеспечением межличностного общения. Что представляют собой эти «процессы социального общения» и можно ли связать специфические процессы социального взаимодействия со специфическими структурами или процессами мозга, как (какими методами) исследовать эти структуры и процессы — вот тот частичный перечень вопросов, от ответов на которые зависит выделение в современной психофизиологии нового самостоятельного направления — социальной психофизиологии. И если в свое время (конец XIX в.) психофизиология выделилась в самостоятельную науку на базе психобиологии, то на роль «повивальной бабки» социальной психофизиологии претендуют несколько наук, среди которых главными являются социобиология, этология и эволюционная психология.

> В отличие от животных, наиболее весомый вклад в неисчерпаемое разнообразие людей вносит не врожденный, а персональный, прижизненный опыт.

> Предметом социальной психофизиологии должно стать изучение физиологических механизмов таких психических процессов и состояний, которые существенным (специфическим) образом связаны с обеспечением межличностного общения.

В настоящее время контуры специфической области исследований социальной психофизиологии еще зыбки, неопределенны и только намечаются: социальная психофизиология — «в пути». Наша задача — попытаться осмыслить «предчувствия» ее сути и ближайшего будущего. С этой целью мы рассматриваем один из возможных эволюционных путей генеза социальных отношений в сообществах живых организмов: **системы → живые системы → сообщества → анонимные сообщества → семейные группировки и половой диморфизм → персонифицированные сообщества**. Такой подход позволяет объединить в рамках единой схемы эволюционного развития разные аспекты изучения биологических основ социального поведения и специально обратить внимание на те из них, которые могли бы послужить основанием для социальной психофизиологии.

22.2. Живые системы

Является ли объединение индивидов биологической системой определенного уровня организации? Если да, то какое место оно занимает в иерархии живых систем?

Понятие «система» широко используется почти во всех областях науки и техники — от физики и химии до биологии, психологии и социологии. Не прибегая к математическому аппарату и формальному определению системы, дадим ее словесное описание. Под **системой** следует понимать множество элементов, сложное взаимодействие которых направлено на сохранение (быть может, неизвестной) потенциальной функции (см. также главу 14). Данное описание предельно обобщено и не предполагает разделения физических и биологических систем. Однако существование живой материи, хотя и не избегает законов физики, определяется и другими, не свойственными физике принципами. Чем *живые системы* отличаются от неживых систем? Ответ на этот вопрос требует выделения свойств, которые характеризуют жизнь в целом, т. е. любую форму жизни независимо от ее сложности и многообразия.

Великий физик Эрвин Шредингер (1947) в результате сравнительного анализа природы физических и биологических явлений приходит к следующему заключению. Классические законы физики основываются на статистической тенденции материи переходить к неупорядоченности, частично связанной с тепловым движением огромного числа молекул и частично — с тем, что атомы и молекулы случайно смешиваются, перемещаясь по электрическим и химическим градиентам. Степень беспорядка, случайности молекулярного движения в физике измеряется энтропией. Существует правило, известное как второй закон термодинамики: в каждом физическом процессе энтропия остается постоянной или увеличивается, и если она увеличивается, то процесс необратим. Максимальная энтропия соответствует термодинамическому равновесию. Состояние равновесия наступает тогда, когда разности электрохимических потенциалов выравниваются, вещества, которые должны были образовать химические соединения, образовали их, и температура благодаря теплопроводности стала однородной. После этого система угасает, превращаясь в инертную массу. В отличие от неживой материи удивительная особенность живого состоит в способности противодействовать переходу к термодинамическому равновесию, постоянно сохраняя себя как упорядоченную систему.

Определяя живое, У. Матурана (1996) вслед за К. Бернаром подчеркивает, что живые системы — это *гомеостатические системы*, целенаправленно сохраняющие себя и отторгающие все чужеродное. Механизмы гомеостаза позволяют живой системе автономизироваться и задают ключевое свойство живых систем — *целостность*, поддерживаемую собственной активностью.

> Ключевое свойство живых систем — целостность, поддерживаемая собственной активностью.

Выделяют три уровня живых систем — *клетка*, *индивидуальный многоклеточный организм* и *объединения индивидов*, т. е. сообщества. Несмотря на то что единицы низшего порядка служат составными частями систем самого высокого уровня (социумов), центральная роль в данной иерархии принадлежит системам второго уровня — индивидуальным организмам.

Клетка подчинена организму, поскольку ее предшественники — одноклеточные — в результате случайного переноса генов и выключения части генома, обес-

печивающего автономность, утрачивают свою независимость. Утрата самостоятельности некоторыми прокариотами стала толчком к формированию многоклеточности и специализации клеток в пределах единой организменной системы. При таком существовании клетки должны соответствовать ряду жестких требований, связанных с их зависимостью друг от друга при выполнении установленных организмом норм. Эти требования генетически детерминированы, поскольку каждая клетка имеет в своем составе:

- гены, отвечающие за производство факторов роста, которые регулируют собственный рост и рост окружающих клеток;
- гены-супрессоры, налагающие запрет на собственное размножение;
- гены, запускающие механизм апоптоза — естественной смерти (см. главу 14);
- гены, отвечающие за адгезию — слипание с себе подобными.

Мутации этих генов в соматических клетках приводят к раковой патологии в результате безудержного размножения дефектных клеток, их миграции в любые части тела, поражению жизненно важных органов и в конечном счете — к гибели организма Таким образом, организм накладывает ограничения на клеточную деятельность, поскольку клетки существуют для организма.

Отдельные индивиды являются единицами живых систем более высокого порядка — **социальных систем**. Клеточные взаимодействия в организме и взаимодействия индивидов в социальных системах имеют свою специфику. По некоторым предположениям, ее определяет то, что отдельная особь имеет постоянную топографию и постоянные связи между образующими ее элементами, а члены сообщества не связаны неразрывными пространственно-временными отношениями, и их взаимодействия осуществляются на расстоянии. Действительно, распределенность в пространстве — это одно из свойств популяции, которым не обладают входящие в нее организмы. Однако по степени жесткости организации и подчиненности единиц целому некоторые сообщества приближаются к уровню, характерному для отдельной особи. Таковы колонии общественных насекомых, которые иногда называют **квазиорганизмами**. Жизнь каждой пчелы, каждого муравья, каждого термита всецело подчинена интересам улья, муравейника, термитника. Социальные системы высокоразвитых животных, в частности приматов, определяет другой принцип. Этот принцип гласит: «Система существует для своих членов». Поэтому в эволюции усложнению и гибкости социальных связей сопутствует совершенствование индивидуальности.

Таким образом, несмотря на возрастание сложности отношений, в иерархии «клетка — индивид — сообщество» приоритетное положение занимают системы второго уровня, представленные индивидуумами. Как считает Варела (Varela), вся биологическая феноменология необходимо задается посредством индивидуальностей и всегда подчинена процессу поддержания целостности индивидуумов.

22.3. Почему неизбежны объединения индивидуумов?

Итак, основная единица жизни — индивидуальная особь. Тем не менее очевиден тот факт, что индивидуумы объединяются, и такое объединение не является при-

вилегией только некоторых видов живого. Эта всеобщность заставляет предположить, что группирование особей не случайно, а соответствует универсальной адаптивной стратегии, заданной эволюцией и отбором.

Понятие «эволюция» тесно связано с именем Ч. Дарвина, основная заслуга которого состоит в описании механизма, способного в процессе эволюции «конструировать» живые существа. Таким механизмом, по его мнению, является естественный отбор. **Естественный отбор** — это такой отбор, при котором с большей вероятностью выживают наиболее приспособленные индивиды. Объектом (и одновременно инструментом) естественного отбора являются мутации генов, контролирующих отдельные признаки организма. Суть представлений Ч. Дарвина состоит в следующем:

- в каждом поколении рождается гораздо больше особей, чем достигает половой зрелости;
- *конкуренция* за ограниченные ресурсы приводит к выживанию тех особей, которые обладают свойствами, обеспечивающими им преимущества в борьбе за жизнь.

Естественный отбор — это такой отбор, при котором с большей вероятностью выживают наиболее приспособленные индивиды.

Таким образом, именно Ч. Дарвину принадлежит заслуга в выделении конкурентной борьбы за существование как механизма эволюционного процесса. Отбор, при котором конкуренция является естественным следствием борьбы за ресурсы и движущей силой эволюции, называется **направленным**, или **движущим**, **отбором**.

Заключение, что путем естественного отбора, при конкуренции выживают наиболее приспособленные, не дает ответа на следующий вопрос: какое качество индивида определяет максимальную адаптивность? Естественно допустить, что наиболее приспособленными будут те особи, у которых безусловно полезный признак выражен в большей степени, чем у других. Так ли это?

Начнем с некоторых иллюстративных фактов из разных областей биологии (ботаники, общей физиологии и психогенетики). Если взять урожай чистопородного ячменя и измерить у каждого колоса длину остей, а затем представить результат этой статистики в виде графика, то получится колоколообразная кривая нормального распределения. Она показывает, что преобладает средняя длина остей, а ости как большей, так и меньшей длины присутствуют с меньшими частотами. Аналогично представлено распределение роста, а также веса особей в популяции животных и людей. Эта же тенденция обнаруживается в том, что наиболее жизнеспособными оказываются младенцы, вес которых при рождении приближается к некоторой средней величине. Измерение интеллекта в условиях большой выборки также показывает, что в наибольшем проценте случаев коэффициент интеллекта находится в пределах среднего интервала, и значительно меньшее число испытуемых обнаруживают низкие и высокие значения *IQ*. Приведенные факты не согласуются с предположением о том, что успешно конкурирующими и наиболее приспособленными (а потому и более многочисленными) должны быть те особи, у которых полезные признаки выражены максимально.

Поскольку самые «умные», «сильные», «плодовитые» и т. п. особи немногочисленны, значит, они в чем-то уступают «середнякам». Объяснение этому парадоксу дает теория **стабилизирующего отбора** И. И. Шмальгаузена. Согласно этой теории, выделяются две основные формы естественного отбора. Первая форма —

это *движущий отбор*, протекающий на основе селекционного преимущества (в данных условиях) некоторых отклонений признаков. Это классический дарвиновский отбор. Вторая, *стабилизирующая форма отбора*, идет на основе селекционного преимущества уже установившейся нормы перед всеми (в том числе и полезными) отклонениями от нее.

Толчком к созданию новой теории послужило осознание следующего несоответствия. С одной стороны, инструментом движущего отбора являются мутации отдельных генов; с другой стороны, мутация должна гармонично менять весь организм, для того чтобы быть адаптивной. Например, удлинение одной конечности должно сопровождаться удлинением другой, изменением кровоснабжения и т. д. Шмальгаузен дал объяснение гармоничного изменения морфогенеза под влиянием мутаций, утверждая, что гармония является результатом преимущественного выживания тех особей, развитие которых покоится на *более совершенной системе регуляций*, и прогресс связан с усовершенствованием способности сохранять стационарное состояние в изменяющихся условиях. Следовательно, способность изменяться, подстраиваясь под влияния среды, формируется из необходимости «сохранить себя» как системную целостность, и значит, чем автономнее организм, тем более мощной системой регуляций он должен быть снабжен.

Чем автономнее организм, тем более мощной системой регуляций он должен быть снабжен.

Совершенная регуляция, устраняющая экстремальные отклонения признаков, оборачивается минусом в том отношении, что в средней норме ни одно, даже самое полезное, качество не достигает вершины потенциальных возможностей вида. Однако фактом является и то, что в любой популяции в небольшом количестве, но устойчиво присутствуют особи, обладающие признаками, далеко отклоняющимися от средних значений. (В примере с интеллектом — это «конституционально» глупые особи и особи, наделенные выдающимся интеллектом.) Сохранение их связано с **дизруптивным отбором**, благоприятствующим отклонениям признаков в сторону крайних и противоположных значений. Поскольку противоположности не элиминируются отбором, они могут быть оценены не как «плохие» или «хорошие», а только как полезные при разных значениях переменных среды.

Средняя норма и крайние противоположности толерантны к разным градиентам среды, и это делает необходимой кооперацию организмов, за счет которой расширяются индивидуальные адаптационные возможности.

Основные положения теории, разрешающей противоречия индивидуальной конкуренции и кооперации (Г. А. Заварзин), состоят в следующем.

1. В конкуренции участвуют целостные элементы со множеством сопоставимых свойств. Между ними идет отбор по множеству критериев. Следствием такой множественности является разнообразие элементов, прошедших отбор. Каждый из «выживших» превосходит остальных только по некоторым параметрам, неизбежно отставая по другим.
2. Между прошедшими отбор элементами возможно взаимодействие. В общем случае взаимодействие осуществляется тогда, когда у каждого из некоторого множества элементов существуют несовпадающие цели. Их интересы не тождественны, но и не антагонистичны. (При совпадении интересов они повторяли бы, а не дополняли друг друга.)

3. Между вступившими во взаимодействие нетождественными элементами существуют противоречия. Для их разрешения необходимы некоторые компромиссы.
4. Реализация этих компромиссов и создает новую кооперативную конструкцию.

Из этого следует, что конкуренция и кооперация являются базовыми взаимодействиями объединения индивидов. Для того чтобы давать оптимальный результат (приспособляемость), противоположности должны сочетаться. Вклад конкуренции и кооперации в это сочетание в каждом конкретном сообществе, очевидно, может быть разным, но всегда обязательным.

22.4. Определение и классификация сообществ

Для генетика сообщество организмов одного и того же биологического вида, размножающихся половым путем, часто тождественно популяции. Строгое определение популяции дал Н. В. Тимофеев-Ресовский:

> **Популяцией** называется совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (несколько поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого осуществляется та или иная степень панмиксии (свободного скрещивания) и нет изоляционных барьеров.

Если единая и скрещивающаяся в себе популяция оказывается в области, отдельные части которой различаются по условиям среды, следует ожидать, что со временем генетические процессы приведут к дифференциации этой популяции.

Более мелкой, чем популяция, группой особей данного вида, которую иногда называют микропопуляцией, является **сообщество** — такой тип внутрипопуляционных объединений, при котором особи образуют стабильные группировки, занимающие и защищающие определенную территорию.

В качестве одного из основных критериев *классификации* сообществ используется наличие или отсутствие у членов группы способности узнавать друг друга. Выделяют два основных типа сообществ:

- **анонимные стаи** — объединения генотипически и фенотипически неоднородных особей, неспособных к персональной идентификации себе подобных;
- **персонифицированные сообщества**, характеризующиеся двумя признаками:
  - физической и психической уникальностью всех членов;
  - способностью к персональным взаимодействиям, основанным на восприятии и оценке не только поведения, но и психологического состояния окружающих особей.

Физиологические механизмы инстинктивного социального поведения, обслуживающего отношения «конкуренция — кооперация», зарождаются в анонимных сообществах. В персонифицированных сообществах они совершенствуются за счет пластичности и дополняются новыми формами в связи с развитием индивидуальности.

22.4.1. Анонимные сообщества

Анонимные сообщества чаще называют анонимными стаями. Этим термином обозначаются не случайные скопления отдельных существ одного и того же вида,

такие, например, как скопления мух на падали. Понятие «стая» определяется тем, что отдельные особи какого-либо вида *всегда* реагируют друг на друга сближением, и их удерживают вместе некоторые формы поведения, которые одна или несколько особей вызывают у других. Существование в стае отличает многие виды насекомых, рыб, птиц и некоторых млекопитающих. Для стайных животных характерна «сбитость» в плотную массу и почти обязательное касание друг друга при полном отсутствии индивидуальной дистанции и агрессии, когда каждый хорош так же, как и любой другой. *Групповой инстинкт* еще безлик и не осложнен избирательными социальными отношениями. В таком образовании нет ничего похожего на социальную структуру (иерархию) — вожаки и ведомые ситуативны. Поведение массы однотипно, и его изменение дается тем труднее, чем больше в стае особей. Анонимная стая — самая древняя и примитивная форма сообщества, поскольку ее формирует только групповой инстинкт.

> Анонимная стая — самая древняя и примитивная форма сообщества, поскольку ее формирует только групповой инстинкт.

Групповой инстинкт возник потому, что жизнь в стае дает определенные преимущества, основное из которых обнаруживается при защите от хищников, поскольку многие хищники не способны сконцентрироваться на одной цели, когда в поле зрения много аналогичных. Кроме того, поочередная бдительность особей у границ стаи освобождает время для отдыха и кормления тем, кто находится в ее середине. С этой бдительностью связан феномен однополушарного сна, состоящий в том, что одно из полушарий мозга находится в состоянии глубокого медленноволнового сна, а другое — в состоянии бодрствования. Это явление наблюдали у группы крякв (четыре ряда птиц) с помощью видеокамеры. У птиц, находящихся по краям, т. е. в наиболее уязвимом положении, открыт один глаз, смотрящий в сторону возможного нападения. Электрофизиологически этому сопутствует картина однополушарного сна (см. главу 13).

Обезличенная инстинктивная сплоченность анонимной стаи вызывает у психофизиологов ряд вопросов.

Первый из них касается избирательности группового рефлекса. Существует ли психофизиологический «эффект группы» как таковой, т. е. существует ли селективная психофизиологическая реакция отдельной особи на присутствие любых других особей своего вида? Частично на этот вопрос отвечают эксперименты, в которых одной рыбе из стаи речных гольянов удаляли передний мозг. Обнаружено, что эта структура отвечает за все реакции стайного поведения. Гольян без переднего мозга выглядит, ест и плавает, как нормальный; единственный отличающий его поведенческий признак состоит в том, что ему безразлично, следуют ли за ним другие особи, когда он выплывает из стаи.

Не менее интересны данные, полученные при исследовании перелетной саранчи. Характерной особенностью этого насекомого является то, что оно ведет «циклическую жизнь» в том смысле, что может попеременно существовать в одиночной и стадной фазах. При переходе к «стадности» меняется биология саранчи: увеличивается активность, аппетит и скорость роста; попутно преображается пигментация насекомых. Зеленоватая окраска одиночных особей при групповом образе жизни переходит в красноватые и черные оттенки. Изменение окраски является внешним выражением того, что «эффект группы» связан у саранчи с биохимическими особенностями организма. В дальнейшем было показано, что

присутствие других особей того же вида вызывает у саранчи эндокринные реакции, в которых участвует структура *corpora allata*, в функциональном отношении напоминающая гипофиз.

Вопросы возникают и в связи с тем, что в анонимной стае животные данного вида опознаются «категориально» — существует единый недифференцированный класс «такие, как я». Как формируется опознавательный эталон, насколько он задан, совершенствуется ли прототип в течение жизни, оставаясь тем не менее «обобщенным» представлением, и каковы механизмы игнорирования индивидуальных особенностей образа — все эти вопросы являются предметом психофизиологии сенсорных процессов. Важно только обратить внимание на нерасчлененность «образа другой особи» у представителей анонимной стаи, редукцию его до некоторого ограниченного числа ключевых признаков. Выделение же в этом схематичном образе деталей, индивидуализация его появляется только в персонифицированных сообществах — «сообществах индивидуальностей».

22.4.2. Семейные группировки и половой диморфизм

Анонимная стая размножается половым путем в определенные синхронизированные и цикличные периоды. Циклы размножения подчиняются внутренней регуляции, осуществляемой гормонально и корректируемой внешними стимулами.

В периоды размножения стая утрачивает свою монолитность и делится на семейные группировки, которые связывают брачных партнеров, а также родителей и их потомков. Внутри семьи особи по-прежнему обезличены, важны только их функциональные роли. Однако семейные отношения — зародыш будущих групповых взаимодействий, поскольку здесь закладываются основные социальные инстинкты, связанные с «конкуренцией — кооперацией». Характер отношений внутри семьи и между семьями зависит от степени биологической дифференцированности полов и от степени дифференцированности нервных механизмов, обеспечивающих полоспецифическое социальное поведение.

> Семейные отношения — зародыш будущих групповых взаимодействий, поскольку здесь закладываются основные социальные инстинкты, связанные с «конкуренцией — кооперацией».

Расхождение признаков у представителей разных полов называется **половым диморфизмом**. Принято выделять следующие уровни разделения полов:

- Определение пола на уровне половых хромосом.
- Определение пола на уровне гамет.
- Фенотипическое определение пола.
- Психологическое определение пола.
- Социальное становление пола.

Половое размножение, выполняя свою основную функцию по рекомбинации генетического материала, совсем не обязательно влечет за собой расхождение полов по всем перечисленным признакам.

В полной мере половой диморфизм обнаруживается тогда, когда появляется асимметрия гамет (мужских и женских половых клеток) — яйцеклетка крупная, и она одна, а сперматозоиды очень малы, и их много. Это сразу ставит самку и самца в неравное положение — вклад яйцеклетки в будущих потомков больше, но и риск потерять ее и не использовать тоже больше. Отсюда следствие: отбор по-разному

действует на самца и самку, поскольку их приспособительные признаки разные и часто противоречивые. Если самцу выгодно копулировать с возможно большим числом самок с тем, чтобы повысить свои шансы стать отцом, то самке есть смысл быть разборчивой. Она производит меньше яиц, и ее шансы на размножение уменьшаются, если ее брачный партнер оказывается генетически непригодным.

Ярчайший пример «альтруистического поведения» демонстрируют мыши-вампиры: чтобы не допустить гибели мышей, не напившихся крови в течение двух ночей подряд, более «удачливые» мыши делятся пищей с голодающими.

Детерминация пола проходит несколько стадий. Первичный пол — формирование гонады (органа, ответственного за генез половых клеток). Вторичный пол — формирование полового фенотипа (вторичных половых признаков на основе синтеза половых гормонов). Третья стадия определяется действием половых гормонов на центральную нервную систему и, как следствие, формированием **полоспецифического поведения**.

Основным гормоном, который приводит к маскулинизации (развитию по мужскому варианту) зародыша, является тестостерон. Женский половой фенотип контролируется эстрогеном. Методами радиографии показано, что в центральной нервной системе существуют нейроны, чувствительные к действию тестостерона и эстрогенов. Показано также, что именно эти нейроны ответственны за полоспецифическое поведение.

Контролируемое полом брачное и родительское поведение имеет четкие биологические функции. Образование брачных пар ограничено репродуктивной изоляцией и поэтому обязательно включает механизмы опознания особи того же вида, но противоположного пола. Далее, организация семьи связана с конкуренцией за самку и появлением гнездовых территорий, которые необходимо охранять. И то и другое сопряжено с драками и поэтому требует биологически оправданной агрессии. Поскольку самцы менее «ценны», и конкуренция, и охрана территории часто становятся именно их задачей. Поэтому у подавляющего числа видов самцы проявляют больше склонности к агрессии, чем самки, и степень агрессивности взаимосвязана с уровнем мужских половых гормонов.

Если самцу выгодно копулировать с возможно большим числом самок с тем, чтобы повысить свои шансы стать отцом, то самке есть смысл быть разборчивой.

Наряду с агрессивностью в семейных группировках закладывается группа социальных инстинктов противоположной направленности, обусловливающих сотрудничество и порождающих альтруизм. Термин **альтруистическое поведение** используется в биологии применительно к животному, повышающему приспособленность другого в ущерб себе. Ярчайший пример такого поведения демонстрируют мыши-вампиры, живущие в Центральной Америке. В природе они живут колониями — 8–12 самок с детенышами и самец. Вампир, не напившийся крови в течение двух ночей подряд, погибает. «Удачливые» мыши этого не допускают, делясь пищей с голодающим.

Непосредственный обмен пищей описан и у общественных насекомых, а также некоторых псовых и шимпанзе. Помимо кормления в природе существует и много других образцов взаимопомощи, особенно у высокоразвитых обезьян. Например, неспособный к размножению самец шимпанзе, который по этой причине не может иметь высокий статус, оказывал помощь своему младшему брату и в конце концов помог ему достичь статуса доминирующего самца.

Если социальные психологи считают помогающее поведение актом доброй воли, то социальные биологи определяют его в терминах приспособительных особенностей. **Приспособительные особенности** — это способность организма в большей степени, по сравнению с другими особями, передавать свои гены последующим поколениям. Перед биологом встает основной вопрос, связанный с происхождением альтруизма: как в ходе несомненно эгоистического процесса естественного отбора возникло альтруистическое поведение? Ответ на него дает **теория «отбора родичей»**.

Согласно этой теории, эволюционный смысл и эгоизма, и альтруизма одинаков, поскольку они сохраняют одно и то же — собственный генофонд. Альтруизм проявляется в зависимости от родственной связанности. Количественной мерой этой связанности является **коэффициент родства** — соотношение представленности определенных генов у родственников к их представленности в популяции. Эволюционный смысл альтруизма определяется видовой приспособленностью. **Видовая приспособленность** — это представленность генов индивида в последующих поколениях, когда помощь родственникам компенсирует рождение собственного потомства.

Эволюционный смысл и эгоизма, и альтруизма одинаков, поскольку они сохраняют одно и то же — собственный генофонд.

Все изложенное приводит нас к следующему выводу. В анонимных сообществах и семейных группировках закладываются основные **социальные инстинкты**: потребность жить в сообществе, а также группы инстинктов, обслуживающих «конкуренцию — кооперацию», а именно «помогающее поведение» и альтруизм, демонстрационное и территориальное поведение, а также простейшие (линейные) формы иерархии. Организация семейных отношений является эволюционным предшественником организации групповых отношений в персонифицированных сообществах.

22.4.3. Персонифицированное сообщество

Необходимые и достаточные условия (признаки) возникновения и существования персонифицированного сообщества. В персонифицированном сообществе потребность его членов в социальных взаимодействиях дополняется еще двумя признаками: во-первых, индивидуальным своеобразием всех его членов и, во-вторых, способностью членов сообщества к персональным взаимодействиям, основанным на личных отношениях, т. е. идентификации и учете индивидуальности партнера по общению. Остановимся на этом подробнее.

Потребность в социальных взаимодействиях как самостоятельная потребность членов персонифицированных сообществ. Какова природная сущность социального поведения человека? Ответ на этот вопрос надо искать в особенностях вида *Homo sapiens*, отобранных в эволюции и зафиксированных в человеческом геноме. Из большого набора видовых характеристик возьмем для рассмотрения те, которые особенно важны для дальнейшего формирования людей в качестве субъектов общения и личностей.

Человек — существо общественное, самой природой предназначенное для бытия в социуме. «Человек — общественное животное» — это выражение крупнейшего социального психолога Э. Аронсона, вынесенное им в заглавие книги, подразумевает наличие глубинной, биологически обусловленной и инстинктивной *потребности людей жить в сообществе.* Эта потребность, передаваемая с генами

«Человек — общественное животное» — это выражение крупнейшего социального психолога Э. Аронсона подразумевает наличие глубинной, биологически обусловленной и инстинктивной ***потребности людей жить в сообществе.***

из поколения в поколение, роднит нас со многими общественными животными, для которых изоляция от собратьев по виду чревата ущербностью. Можно сказать, *один* шимпанзе — это вообще не шимпанзе. В еще большей степени это относится к людям.

Априорная необходимость социальных взаимодействий для психической и даже физической сохранности индивида становится очевидной при нарушении человеческих отношений. К примеру, то, что отсутствие социальных контактов у детей, особенно в раннем возрасте, приводит к расстройствам психики и поведения, хорошо известно врачам и работникам сиротских приютов. Эти расстройства столь характерны, что получили название **госпитального синдрома**, выражающегося, в частности, не только в утрате способности должным образом реагировать на внешнюю среду, но и в активном стремлении уклониться от любых внешних воздействий. Свойственные таким детям «тоскующее лицо» и симптоматическая поза «лицом к стене» сопровождаются определенными нарушениями работы центральной и периферической нервной системы.

У взрослых людей **хроническое одиночество** также вызывает тяжкие психофизиологические последствия и связанные с ними расстройства поведения. Нарушение системы социальных связей сопровождается нарушением иммунного и биохимическкто статуса организма, что, в свою очередь, приводит к низкой сопротивляемости индивида, вялости и «обреченности».

Тяга к контактам с другими людьми — это та потребность, для которой не нужен социальный опыт, она присутствует у нас всех с момента рождения и выражена до такой степени, что зачастую превышает потребности в еде и тепле. Наблюдение за младенцами показало, что определенные реакции, которые служат для поддержания социального взаимодействия, являются врожденными. Это, в частности, так называемая «социальная улыбка», которая есть даже у слепых детей; копирование мимических выражений взрослого, появляющееся уже через 36 часов после рождения, и некоторые другие зачатки социальной коммуникации. Стереотипность этого репертуара говорит о том, что предрасположенность к совместному существованию задана генетически.

Еще одним подтверждением такой заданности является патологическое состояние индивида, связанное с *врожденной* редукцией социальной потребности. Внешне оно выражается в уходе от контактов с окружающими, отчуждении и патологической самоуглубленности. Такое состояние называется **аутизмом** (от греч. *autos* — сам). Одна из форм аутизма, впервые описанная в 1943 г. Л. Каннером, была названа «ранним», или «классическим», аутизмом. В этом названии подчеркнуто то, что болезнь, на которую обратил внимание Л. Каннер, особенно очевидно проявляется у новорожденных и у детей до 6 лет. Страдающие классическим аутизмом дети не реагируют на человеческое лицо и в младенчестве не тянутся к матери, не подражают другим в первые месяцы и годы жизни и не любят, когда их трогают или берут на руки. Они смотрят «сквозь» людей, как будто их не видят. В возрасте 3–5 лет они часто замолкают на очень длительные периоды, а если изредка и разговаривают с другими, то направляют свой взгляд в сторону. Не интересуясь людьми и избегая их, они предпочитают живому «неживое» и плохо понимают

разговорную речь. Случаи врожденного детского аутизма довольно редки — всего 10% от общего числа аутизмоподобных нарушений. Обнаруживать их позволяет «диагностический лист» — опросник, состоящий из 109 вопросов, разработанный в Калифорнийском институте исследований поведения ребенка. В серии нейробиологических исследований этого же института показано, что редукция социальной активности вследствие классического аутизма сопровождается специфическими изменениями биохимии мозга, связанными с нарушениями наследственного аппарата.

Индивидуальное своеобразие членов персонифицированного сообщества. Все люди, кроме однояйцовых близнецов, «генетически уникальны» от рождения. Человеческой популяции свойственно неисчерпаемое *генотипическое разнообразие*, и социальный опыт накладывается на уже заданные «стартовые» различия младенцев. Генотипическое разнообразие создается механизмами комбинаторной изменчивости, благодаря которым наследственный аппарат (хромосомы и содержащаяся в них ДНК) индивида передается потомкам в виде все новых и неповторимых комбинаций. Такова одна сторона фундаментального вклада генотипа в формирование индивидуальности. Другая сторона связана с тем, что актуализация наследственных основ тех или иных признаков индивида происходит в тесном взаимодействии со средой, которая, таким образом, «корректирует», «согласует» потенциал генома с условиями окружения. И вот оказывается, что сама принципиальная возможность согласования «генетически заданного» с требованиями среды возникает в эволюции как результат развития самого генома. Этот результат состоит в снижении генетического консерватизма признаков за счет усложнения отношений «генотип — среда»: появляется новый класс генов — регуляторных генов, управляющих этими отношениями (см. главу 20). Именно эти встроенные в геном системы регуляции делают мозг человека пластичным. В этой связи не удивительно увеличение относительной доли в наследственном аппарате регуляторных генов (в сравнении со структурными генами) — до 80% генома. Поэтому парадоксальным и вместе с тем имеющим глубокий биологический смысл является то, что именно пластичность мозга, т. е. способность изменяться, является единственным врожденным свойством человека, передающимся из поколения в поколение в практически неизменном виде. Благодаря пластичности каждый человек в процессе жизни осваивает «свою» конкретную среду, приобретая свой собственный разнообразный опыт, в том числе и культурный.

Благодаря пластичности каждый человек в процессе жизни осваивает «свою» конкретную среду, приобретая свой собственный разнообразный опыт, в том числе и культурный.

Чем же персонификация, охраняемая эволюцией и доведенная до степени неповторимости каждого отдельного члена сообщества, так полезна человечеству как биологическому виду? Связь между степенью генетического разнообразия популяции и приспособляемостью популяции формализовал генетик и математик Рональд А. Фишер в своей теореме, которую часто называют *основной теоремой естественного отбора*. Она формулируется так:

> Скорость повышения приспособленности любой популяции в любое время равна ее генетической дисперсии по приспособленности в это время.

Это означает, что с ростом генетической дисперсии, которая является мерой генетического разнообразия, расширяется диапазон воздействий, к которым адап-

тирована популяция в целом. Следовательно, уникальность каждого человека — это качество, ценнейшее для всего сообщества людей в целом, и поэтому оно поддерживается естественным отбором. Чтобы избежать вырождения, мы должны быть разными.

Чтобы избежать вырождения, мы должны быть разными.

Социальное восприятие (познание) и его механизмы. Потребность в социальном общении и индивидуальная биологическая уникальность индивидов являются необходимыми, но не достаточными признаками персонификации сообщества. Еще одно обязательное условие заключается в наличии «межиндивидных» отношений, т. е. отношений индивида к другим членам сообщества как к самостоятельным «персонам», имеющим не только собственный внешний облик, но и собственный внутренний мир. Способность к такого рода *психофизиологической персонификации* впервые появилась у приматов и получила максимальное развитие у людей, которые могут «утонченно» воспринимать и оценивать *внутренний мир окружающих как отличный от их собственного*.

Оценка *психологического состояния партнера по общению* производится на основе разнообразной информации об индивиде, включая его физическую идентичность, характер движений конечностей и тела (поз, жестов), выражения лицевой мимики, особенности вокализации и т. д. Все эти информационные процессы объединяются категорией так называемого **социального познания**, или социального восприятия. По ходу эволюции персонифицированных сообществ в нервной системе общественных животных формируются специализированные механизмы, обслуживающие «социальное восприятие» и избирательно реагирующие на социальные стимулы. Современные психофизиологические и нейропсихологические исследования выявляют несколько типов таких «социально ориентированных» нервных механизмов. Часть из них локализована в центральной нервной системе и связана с выделением специфических социальных сигналов: 1) звуковых сигнальных комплексов (у человека — речи); 2) двигательных жестов и поз; 3) лиц и эмоциональных выражений лиц. Другая часть механизмов локализована в периферической нервной системе и, вероятно, связана со специализацией вегетативной нервной системы в отношении обеспечения социального поведения.

Способность к *психофизиологической персонификации* впервые появилась у приматов и получила максимальное развитие у людей, которые могут «утонченно» воспринимать и оценивать *внутренний мир окружающих как отличный от их собственного.*

Для выражения эмоций в невербальном общении у высших млекопитающих (особенно у человека) используется специализировавшаяся в процессе эволюции система лицевых мышц — мимическая мускулатура (см. главу 7). Это кожные мышцы, выполняющие у животных разнообразные функции — от управления движениями вибрисс и ушей до формирования различных звуковых сигналов и «эмоциональных выражений лица». Согласно Ч. Дарвину, «выражение — это язык эмоций», где движения лицевых мышц и некоторые ритуализированные движения конечностей (или даже всего тела) можно рассматривать как азбуку этого языка, как своеобразные «эмоциональные жесты». Мимическая мускулатура настолько важна для поведения, что зона моторной коры человека, связанная с управлением лицевыми мышцами, даже превышает по своим размерам зону, ответственную за регуляцию движений кисти. Сигналы от моторной коры поступают

к ядрам лицевых нервов в стволе мозга, откуда по аксонам мотонейронов в составе VII пары черепно-мозговых нервов достигают лицевых мышц.

По данным ряда исследователей, существуют эмоции, называемые базовыми, которые наглядным образом опознаются по «выражению лица» и могут рассматриваться как *своеобразные социальные сигналы в канале невербального (эмоционального) общения* (см. главу 7). Наличие таких «побудительных эмоциональных сигналов общения» подразумевает существование в нервной системе специальных механизмов их генерации и *распознавания*. И действительно, современные нейрофизиологические и ПЭТ-исследования (см. главу 2) мозга приматов и человека свидетельствуют о существовании в височной коре специализированного нейронного механизма распознавания лиц, а в миндалине — специализированного механизма распознавания эмоциональных выражений лиц (подробнее см. главу 7).

Зона моторной коры человека, связанная с управлением лицевыми мышцами, превышает по своим размерам зону, ответственную за регуляцию движений кисти.

Нейроны миндалины, связанные с распознаванием эмоциональных выражений лиц, могут быть включены в систему регуляции социальных отношений, которые закономерным образом нарушаются при поражении этой структуры (например, резко меняются отношения доминирования в персонифицированном сообществе обезьян).

Результаты психофизиологических исследований социального восприятия подтверждаются данными клинических наблюдений. Так, при двустороннем поражении затылочно-височной коры у человека возникает неврологический синдром так называемой **лицевой агнозии** (прозопагнозии) — неспособности идентифицировать знакомые лица при полной сохранности всех остальных когнитивных функций мозга. Характерным для данного синдрома является то, что при утрате способности узнавать конкретные лица пациенты продолжают адекватно воспринимать их эмоциональные выражения, но уже обезличенно, т. е как «некто плачет», «некто смеется», «некто печалится» и т. д.

В 1937 г. Клювер и Бьюси (G. Kluver и P. Bucy) описали симптомокомплекс нарушений поведения у высших млекопитающих при двустороннем удалении височной доли. Комплекс включает несколько основных симптомов: чрезмерная настороженность и беспричинное беспокойство; гипероорализм (исследование объектов путем засовывания их в рот); гиперсексуальность; нарушение эмоций (эмоциональная тупость — нарушение, искажение восприятия эмоционального значения сигнала). В дальнейшем было выяснено, что эмоциональные изменения при синдроме Клювера—Бьюси связаны с поражением миндалины и что характер нарушения эмоций при этом у разных животных может сильно различаться. Так, после разрушения миндалины кошки становились дикими (а не ручными, как обезьяны).

Таким образом, клинические данные хорошо согласуются с психофизиологическими данными о ведущей роли нейронов височной коры в восприятии (узнавании) лиц и нейронов миндалины — в восприятии эмоциональных выражений лиц. Нейроны — детекторы лиц и нейроны — детекторы эмоциональных выражений лиц являются компонентами нейрофизиологической системы, интегрирующей информацию о других индивидах и поэтому названной **системой «Кто?»**. Система «Кто?» развилась в филогенезе для выполнения очень важной задачи — сде-

лать возможной для ее обладателя интерпретацию всевозможной информации (включая психологическое состояние) о других индивидах, чтобы в конечном счете определить их диспозиции и намерения. Мозговые процессы по идентификации лиц и их мимики — только ступенька к всестороннему социальному познанию, но ступенька первая, вслед за разрушением которой может «рухнуть» все здание социальной адаптации.

Индивидуальная дистанция в общении между членами персонифицированного сообщества. Итак, у людей есть естественная, природная потребность в совместной жизни. Но почему же тогда постоянное присутствие даже близких людей и тем более непрошеное вмешательство в наш внутренний мир так трудно переносимы? Почему существует эта сила инстинктивного «отталкивания», которая делает каждого из нас доступным, открытым для других, только до известного предела?

> Мозговые процессы по идентификации лиц и их мимики — ступенька к всестороннему социальному познанию.

Природа происхождения потребности в сохранении индивидуальной дистанции. Для того чтобы понять происхождение потребности сохранить **индивидуальную дистанцию**, сравним сообщество людей с такими биологическими сообществами, стадное проживание в которых не сопровождается индивидуальным дистанцированием.

Непроизвольное стремление к индивидуальной независимости в сочетании с потребностью в совместном проживании характерно не для всех биологических видов. Оно, в частности, совершенно отсутствует в сообществах насекомых, и поэтому пчелы внутри улья чувствуют себя комфортно, физически ощущая (касаясь) друг друга. Нет боязни взаимного прикосновения и у рыб, косяк которых образует плотную массу. То же самое наблюдается и в гигантских крысиных семьях, внутри которых животные всегда готовы к тесному физическому контакту, неизменно дружелюбному.

Что объединяет сообщества в приведенных примерах? И у насекомых, и у рыб, и у крыс отсутствует индивидуальность — отдельные особи сообщества очень сходны и узнают друг друга на основании ключевого признака(ов), характерного(ых) для всех членов данного объединения, т. е. по принципу «свой — чужой». В отличие от такого рода обезличенных (анонимных) группировок полноценное сообщество людей персонифицированно, и каждый член такого сообщества обладает своим индивидуальным набором ключевых признаков — *индивидуальностью*.

Мерой индивидуальной дистанции является такое расстояние между особями, при котором вероятность того, что они будут терпеть друг друга, и вероятность нападения равны. Территориальное поведение частично сохраняется и у людей. Доказательством тому служит, например, непроизвольное раздражение, которое мы чувствуем в тесной очереди, или ощущение дискомфорта при отсутствии «своего угла».

Физическое «Я», которое включает собственное тело, собственную территорию, а иногда и близких родственников, носителей общих генов, имеется и у животных. Инстинктивная потребность сохранить все это проявляется во врожденном «рефлексе свободы». Этот термин был введен И. П. Павловым, когда он наблюдал собак, у которых невозможно было выработать новый навык из-за сильнейшего возбуждения: они постоянно боролись с привязью, поскольку совершенно не выносили неволи. «Рефлекс свободы» есть и у людей, но проявляется он

в ответ на ущемление не только физического, но и психического «Я». Как и у животных, в человеческой популяции этот показатель (потребность в свободе) представлен множеством «значений» в диапазоне от полной непереносимости какого-либо насилия до склонности к полному подчинению. Однако обе эти крайности встречаются достаточно редко, и у большинства людей инстинктивное стремление к свободе выражено в некоторой «средней степени».

Способы защиты (сохранения) индивидуальной дистанции (индивидуальности): гнев, агрессия, страх. Итак, признаком общечеловеческого опыта, столь же утвердившимся, как пятипалость и прямохождение, является существование в персонифицированном сообществе. Однако такое существование неизбежно амбивалентно (по причинам, рассмотренным выше): обязательность сосуществования в социуме сочетается с обязательностью сохранения самобытности (индивидуальности) каждого. Заданность этого противоречия создает объективную необходимость формирования наряду с механизмами персонификации генетически обусловленных механизмов защиты каждого индивида от экспансии со стороны других членов сообщества.

Защитные механизмы имеют свою эволюционную историю и становятся все более рафинированными по мере того, как характеристикой индивидуальности становится не только физическая, но и психическая самобытность. Ущемление «рефлекса свободы» всегда сопровождается острым переживанием — **гневом**, одной из базовых врожденных эмоций. Универсальным, генетически запрограммированным активатором эмоции гнева является физическое насилие. У новорожденных гнев, явно выражающийся в мимике, возникает при ограничении физической свободы, когда взрослый придерживает руки ребенка, не позволяя ему шевелить ими. По мере взросления человека и формирования его психического «Я» физическое ограничение перестает быть единственной причиной гнева. Дети постарше, и особенно подростки, реагируют на словесные ограничения и запреты даже более бурно, чем на физическую несвободу. Ограничение свободы, конечно, не единственная причина гнева. Личный опыт расширяет диапазон пусковых стимулов. Однако и у взрослых действия, навязанные другими людьми и совершаемые вопреки собственной воле, а также чувство, что с тобой обошлись несправедливо, что тебя предали и использовали, остаются главными предпосылками гнева.

> Агрессивность — как яд, который в микродозах лечит, а при передозировке убивает.

Биологический смысл реакции гнева состоит в том, что она мобилизует энергию человека, необходимую для самозащиты. Субъективно это переживается как чувство уверенности и силы. Эмоция гнева порождает готовность к действию, которое, однако, может быть разным. Самый примитивный, в буквальном смысле слова «звериный» способ защитить себя — это **агрессивное действие**. «Звериным» оно может быть названо потому, что «здоровая», биологически и социально «полезная» агрессивность животных и человека имеет общее эволюционное происхождение. Корнями она связана с поведением, направленным на защиту территории, и потребностью сохранить индивидуальную дистанцию. **Агрессивность** животных и человека имеет общие корни и общий биологический смысл. Он состоит в способности к сопротивлению экспансии со стороны других индивидов или сообществ. Доказательством того, что агрессивность «обслуживает» — наряду с целями «внешней обороны» — и потребность в сохранении индивидуальности, является

то, что *внутри* обезличенных (анонимных) сообществ особи не агрессивны по отношению друг к другу.

Будучи потенциально опасной, агрессивность нуждается в ограничении. Она как яд, который в микродозах лечит, а при передозировке убивает. Интересно, что природа предусмотрела средства, направленные на ограничение агрессии.

Одним из таких средств является **страх**. О том, что агрессия и страх являются генетически связанными формами эмоционально окрашенного поведения, свидетельствуют их чувствительность к одним и тем же биохимическим агентам. В частности, известно, что введение белка холецистокенина провоцирует одновременно страх и конфликтное поведение.

К счастью, агрессивность — это не единственный способ сохранения своей индивидуальности. Другой способ самовыражения и самовознаграждения — **творческая деятельность**. Зачатки творчества наблюдаются у шимпанзе. Они описаны Д. Морисом в книге «Биология искусства». Обезьянам давали листы бумаги, набор различных красок и кистей, и они могли делать все, что им вздумается. В результате больших стараний они «писали» неповторимые картины. Характерно, что все попытки побудить обезьян к имитации чужих рисунков не имели успеха. Исходной (первичной) потребностью для такого рода творческой деятельности было только **самовознаграждение**. Для того чтобы проверить это, одного из шимпанзе стали «подкупать» пищей. Обезьяна быстро научилась связывать рисование с получением награды, но как только эта связь была установлена, животное стало все меньше и меньше интересоваться рисунками. Сделав пару мазков, обезьяна сразу протягивала руку за подачкой.

К счастью, агрессивность — это не единственный способ сохранения своей индивидуальности. Другим способом самовыражения и самовознаграждения является *творческая деятельность*.

Самореализуется в творчестве (в частности, в искусстве) не только сам творец: самовыражается и каждый «потребитель» в своих индивидуальных эстетических вкусах и пристрастиях. «Эстетический выбор всегда индивидуален, и эстетическое переживание — всегда переживание частное. Всякая эстетическая реальность делает человека, ее переживающего, лицом еще более частным, и частность эта, обретающая порою форму литературного (или какого-либо иного) вкуса, уже сама по себе может оказаться если не гарантией, то формой защиты от порабощения» (И. Бродский, нобелевская лекция 1987 г.). Однако в отличие от агрессии эстетика в частности и культура вообще — биологически не регламентируемые средства защиты «Я», так как, являясь первоначально делом частным, они *должны* однажды стать достоянием всего сообщества (но часто этого не происходит).

* * *

Даже в этом кратком обзоре истории формирования в эволюции социальных отношений, их содержания и роли в существовании сообществ видны очертания нового направления в исследовании биологических основ социального поведения животных и человека, которое можно обозначить как *социальная психофизиология*. Специфика психофизиологического подхода к тематике, традиционно ассоциируемой с социобиологией, могла бы определяться — там, где это возможно — акцентом на исследованиях физиологических (нейронных) механизмов, обеспе-

чивающих социальные взаимодействия особей как эффективный способ их выживания. Методы современной психологии и нейронауки (см. главы 2, 21) позволяют психофизиологам уже сейчас ставить и экспериментально решать целый ряд задач, связанных с изучением механизмов социальных взаимодействий. Например, речь может идти об изучении механизмов социального познания (восприятия, идентификации) и механизмов невербальных (эмоции, жесты) коммуникаций, психофизиологических механизмов полового диморфизма и механизмов защиты (сохранения) индивидуальной дистанции (гнев, агрессия, страх), исследовании психофизиологических основ формирования социальной иерархии (например, изучение психофизиологического статуса лидера); о психофизиологической диагностике, прогнозе и коррекции отклонений от норм социального общения (аутизм, агрессия и т. п.). Все эти задачи носят комплексный характер, что полностью соответствует духу современной психофизиологии, которая «по замыслу» своего рождения связана с объединением множества наук вокруг общего стержня, вектора познания — познания самих себя, познания Человека.

Дополнительная литература

Дарвин Ч. Выражение эмоций у человека и животных: Сочинения. Т. 5. М.; Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1940.

Докинз Р. Эгоистичный ген. М.: Мир, 1993.

Дольник В. Р. Вышли мы все из природы. М.: LINKA PRESS, 1996.

Корочкин Л. И., Михайлов А. Т. Введение в нейрогенетику. М.: Наука, 2000.

Менинг О. Поведение животных. М.: Мир, 1982.

Палмер Дж., Палмер Л. Эволюционная психология. Секреты поведения Homo Sapiens. СПб.: Прайм-ЕВРОЗНАК, 2003.

Савельев С. В. Введение в зоопсихологию. М.: AREA XVII, 1998.

Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физика. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2000.

Глава 23
ВЕКТОРНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Психофизиология как наука о физиологических механизмах психических процессов и состояний призвана не только дать физиологическую интерпретацию закономерностям, открытым в рамках традиционной психологии, но и стимулировать новые направления исследований. Одной из новых областей знаний является интеграция психологии с изучением принципов кодирования информации в нейронных сетях. В рамках этого подхода формируется новая ветвь психофизиологии, которую можно назвать векторной психофизиологией.

Векторная психофизиология — новая ветвь психофизиологии.

Векторная психофизиология — раздел психофизиологии, основанный на данных о *векторном кодировании информации* в нейронных сетях. Стимул, воздействуя на ансамбль нейронов, порождает в каждом из них определенный уровень возбуждения. Комбинация этих возбуждений образует вектор возбуждения, кодирующий входное воздействие. Вектор возбуждения подвергается в нейрональных сетях операции нормировки, в результате чего самые разные стимулы, воздействующие на данный ансамбль нейронов, порождают векторы возбуждения, равные по длине. При постоянной длине векторов возбуждения сигналы кодируются разными направлениями векторов возбуждения. При этом все множество стимулов, представленных этими векторами возбуждения, располагается на сфере в пространстве, размерность которого определяется числом независимых нейронов в ансамбле [Соколов, Вайткявичус, 1989]. Различие между стимулами в нервной системе определяется евклидовым расстоянием между концами векторов возбуждения, которые эти стимулы представляют.

Принцип векторного кодирования распространяется на управление внешними реакциями. Командный нейрон передает управляющий вектор возбуждения на ансамбль премоторных нейронов, которые через мотонейроны определяют компоненты вектора поведенческой реакции. Векторное кодирование имеет место и в управлении вегетативными реакциями. Речевые реакции также реализуются на основе принципов векторного кодирования.

Векторное кодирование участвует в процессе ассоциативного обучения.

Векторное кодирование участвует в процессе ассоциативного обучения (процедурная память). На командном нейроне в ходе обучения формируется вектор пластических связей, через которые афферентный вектор возбуждения воздействует на командный нейрон, определяя избирательность условных реакций. Образная и семантическая память как формы декларативной памяти (см. главу 6) также определяются векторным кодированием.

23.1. Основные положения векторной концепции кодирования информации в нейронных сетях

23.1.1. Векторное кодирование сенсорной информации

Концептуальная рефлекторная дуга. Прежде чем рассматривать отдельные блоки переработки информации, представим их последовательность. Первым блоком является блок рецепторов, выделяющих определенную категорию входных сигналов. Второй блок — блок предетекторов, трансформирующих сигналы рецепторов в форму, эффективную для селективного возбуждения детекторов, образующих карту отображения сигналов. Карты детекторов проецируются параллельно на командные нейроны, управляющие реакциями через блоки премоторных нейронов. Блоки мотонейронов и эффекторов образуют механизм реализации реакций. Параллельный путь модуляции сенсорного потока представлен проекцией детекторных карт на нейроны новизны и тождества. События, представленные на детекторных картах, записываются в нейронах долговременной памяти. Удержание следа в кратковременной памяти также реализуется при участии специальных нейронов. На командных нейронах сходятся пути от детекторов (см. 3.4) нейронов долговременной и кратковременной памяти. Модулирующие нейроны определяют приоритеты срабатывания командных нейронов.

Все перечисленные блоки образуют *первую сигнальную систему*. Для человека характерным является блок «сигнала сигналов» — вторая сигнальная система. *Вторая сигнальная система* представлена специальными нейронами, реализующими символьную функцию, когда сигнал-символ выступает заместителем группы событий, представленных на нейронах долговременной памяти.

> Вторая сигнальная система представлена нейронами, реализующими символьную функцию.

Ансамбль нейронов и вектор возбуждения. Ансамблем нейронов можно назвать группу нервных клеток, обладающих общим для них входом и конвергирующих на одном или нескольких нейронах более высокого уровня. При одном и том же входе в силу разной чувствительности элементов ансамбля в каждом из них возникают разные по силе возбуждения. В результате в ансамбле нейронов при действии стимула возникает комбинация возбуждений — вектор возбуждения. Ансамбль нейронов, конвергируя на афферентных нейронах-детекторах, может представлять вектор возбуждения стимула на входе. Эмоциональные состояния (см. главу 7) также определяются комбинацией возбуждений в ансамбле специфических нейронов. Нейронный ансамбль может состоять из группы премоторных нейронов, при этом создается управляющий вектор возбуждения в отношении связанных с ними мотонейронов; тем самым и определяется специфическая реакция исполнительных органов.

Операция нормирования вектора возбуждения. Вектор возбуждения, возникающий в нейронном ансамбле, характеризуется направлением, которое зависит от соотношения возбуждений нейронов, и длиной, которая зависит от силы возбуждения. Чтобы однозначно представлять стимул, на входе нужно исключить такую многозначность. Это достигается путем нормирования вектора возбуждения, в результате которого стимул однозначно кодируется направлением вектора воз-

буждения. Операция нормирования достигается в следующем слое сочетанием четырех процедур:

- добавлением элемента, шумящего при отсутствиии сигнала на входе. Этот нейрон снижает свою импульсацию при возрастании интенсивности стимула;
- разделением нейронов с оппонентными характеристиками на два канала;
- суммацией возбуждений элементов ансамбля;
- снижением реакций элементов ансамбля в зависимости от их суммарного возбуждения.

В результате нормировки вектора возбуждения все стимулы, воздействующие на нейронный ансамбль, теперь кодируются равными по длине векторами возбуждения.

Сферическая модель отображения сигналов. Равенство векторов возбуждения данного нейронального ансамбля означает, что все множество сигналов, которые воздействуют на данный ансамбль, формально можно представить точками на сферической поверхности в пространстве, размерность которого определяется числом независисмых нейронов ансамбля.

Векторная модель нейрона-детектора. Элементы нейронного ансамбля конвергируют на нейронах-детекторах. Последние принадлежат следующему слою нейронов, образуя ансамбль детекторов. Нейрон-детектор связан с нейронами-предетекторами через синаптические контакты, число которых равно числу нейронов в ансамбле. Синапсы, отличаясь по своей эффективности, образуют вектор синаптических связей, или просто «вектор связей», данного детектора. Каждый синапс умножает поступающее возбуждение от нейрона-предетектора на коэффициент, характеризующий эффективность (вес) соответствующего синапса. Нейрон-детектор суммирует эти произведения. Таким образом, его реакция определяется суммой попарных произведений, образованных возбуждениями предетекторов и весами соответствующих синапсов. Сумма таких попарных произведений образует скалярное произведение двух векторов: вектора возбуждения, образованного возбуждениями предетекторов, и вектора связей, представленного весами синапсов данного детектора.

Синапс умножает возбуждение, поступающее от нейрона-предетектора, на коэффициент, характеризующий эффективность соответствующего синапса.

Скалярное произведение равно произведению длин векторов на косинус угла между ними. Векторы возбуждения нормированы и, следовательно, равны по длине. Вектор связи данного нейрона-детектора обладает непластическими синапсами и также есть величина постоянная. Таким образом, скалярное произведение вектора возбуждения предетекторов и вектора связи данного детектора зависит лишь от угла между этими векторами. Скалярное произведение достигает максимума тогда, когда угол между вектором возбуждения и вектором связи равен нулю. Итак, детектор оказывается селективно настроенным на такой стимул, вектор возбуждения которого совпадает по направлению с вектором синаптических связей данного детектора. Если при изменении стимула угол между вектором возбуждения и вектором синаптических связей возрастает, реакция детектора уменьшается, прекращаясь тогда, когда вектор возбуждения становится ортогонален вектору связей.

Карта детекторов. Нейронный ансамбль предетекторов воздействует параллельно на целую популяцию детекторов, обладающих разными по ориентации, но равными по длине векторами синаптических связей. Каждый детектор отвечает реакцией, равной скалярному произведению вектора возбуждения и его вектора синаптических связей. Все детекторы, обладающие равными по длине векторами связи, можно представить точками на сферической поверхности в пространстве, размерность которого равна числу синапсов, связывающих каждый детектор с предетекторами. При действии стимула, когда в предетекторах возникает вектор возбуждения, на поверхности, образованной детекторами, как на карте, возникает рельеф возбуждений с максимумом на том детекторе, вектор связи которого совпадает по направлению с возникающим вектором возбуждения. При изменении стимула рельеф возбуждений на карте детекторов изменяется, и максимум возбуждения смещается на тот детектор, вектор связи которого теперь совпадает с новым вектором возбуждения.

Субъективное различие. Различие между стимулами определяется евклидовым расстоянием между концами соответствующих им векторов возбуждения. Это расстояние равно евклидову расстоянию между детекторами, в которых при действии стимулов возникают максимумы возбуждения. Таким образом, различие между стимулами измеряется не углом или, соответственно, числом едва заметных различий, их разделяющих, а хордой, стягивающей этот угол. Поэтому субъективное различие между стимулами всегда меньше суммы едва заметных различий. Это различие обнаруживается при сравнении **закона Фехнера** и **закона Стивенса**. Закон Фехнера измеряет стимул числом едва заметных различий. Закон Стивенса, основанный на прямых измерениях субъективных различий, соответствует метрике хорд. Сферическая модель отображения сигналов на популяцию нейронов-детекторов имплицитно содержит оба закона. При определении отображения стимула на карте детекторов используется угловая мера. При оценке субъективных различий между стимулами используются хорды. Чем больше расстояние между детекторами на детекторной карте, тем больше отличие субъективного различия от угла, разделяющего эти детекторы. При приближении к порогу это различие практически исчезает.

> Различие между стимулами определяется евклидовым расстоянием между концами соответствующих им векторов возбуждения.

Восстановление векторов возбуждения предетекторов на основе данных о субъективных различиях между стимулами. Если субъективные различия между стимулами измеряются евклидовыми расстояниями между векторами возбуждения, которые эти стимулы порождают в ансамбле предетекторов, то по матрице субъективных различий можно найти векторы возбуждения, определяющие эти различия. Каждый стимул можно представить набором чисел, равных субъективным различиям этого стимула от всех других стимулов, использованных в опыте, — вектором субъективных различий. Аналогичным образом можно представить все другие стимулы. В результате получаем матрицу субъективных различий.

Чтобы найти собственные векторы матрицы субъективных различий, можно применить метод последовательной ортогонализации. Суть метода заключается в следующем. Выберем один из векторов и построим вектор, ему ортогональный, используя дополнительно второй вектор матрицы. Далее попытаемся построить

вектор, ортогональный двум ортогональным векторам, полученным раньше, используя дополнительно еще один вектор матрицы. Ортогонализация продолжается до тех пор, пока не будут использованы все векторы. Размерность пространства данной матрицы субъективных различий определяется числом ортогональных осей, найденных в процессе последовательной ортогонализации.

23.1.2. Векторное кодирование в системе управления поведением

Командный нейрон и вектор пластических связей. Кроме отображения сигналов на карте детекторов вектор предетекторов поступает на командные нейроны. Каждый командный нейрон запускает целый поведенческий акт или его фрагмент. Вектор возбуждения поступает на командный нейрон через пластичные синапсы, веса которых изменяются под влиянием подкрепления, поступающего через непластичный вход. Пластичный синапс изменяется по принципу Хебба на величину, прямо пропорциональную поступившему на него возбуждению, если вслед за тем через непластичный вход на нейрон поступает возбуждение, служащее подкреплением. Система пластичных синапсов образует вектор синаптических связей, компоненты которого изменяются под влиянием подкрепления поступающего вектора возбуждения. В ходе обучения вектор синаптических связей становится совпадающим по направлению с вектором возбуждения подкрепляемого стимула. Поскольку вектор возбуждения предетектора имеет постоянную длину, то в ходе обучения вектор синаптических связей подвергается нормировке.

Каждый командный нейрон запускает целый поведенческий акт или его фрагмент.

Реакция командного нейрона определяется скалярным произведением вектора возбуждения и вектора синаптических связей. Когда вектор синаптических связей в результате обучения совпадает с вектором возбуждения по направлению, скалярное произведение достигает максимума. Командный нейрон становится селективно настроенным на условный сигнал, который генерирует вектор возбуждения, совпадающий по направлению со сформировавшимся в результате обучения вектором связей командного нейрона. Дифференцировочные (неподкрепляемые) раздражители вызывают векторы возбуждения, отличные от того, который порождает условный раздражитель. Возбуждения, равные скалярным произведениям, создаваемые дифференцировочными стимулами в командном нейроне, тем меньше, чем больше отличие их векторов возбуждения от вектора возбуждения условного стимула.

Командный нейрон, воздействуя на ансамбль мотонейронов, порождает поведенческую реакцию, вероятность вызова которой тем меньше, чем меньше возбуждение командного нейрона, которое само равно скалярному произведению вектора возбуждения на вектор синаптических связей. Таким образом, в вероятностях условных реакций заключена информация о векторах возбуждения предетекторов, воздействующих на командный нейрон в ходе обучения. Ассоциативное обучение основано на процедурной памяти, представленной в канале передачи информации.

Модуляторные нейроны. Модуляторные нейроны характеризуются тем, что они не включены непосредственно в цепочку передачи информации от рецепто-

ров на входе к эффекторам на выходе. Образуя «синапсы на синапсах», они модулируют прохождение в основной цепочке передачи информации. Модуляторные нейроны можно разделить на *локальные*, оперирующие в пределах рефлекторной дуги одного рефлекса, и *генерализованные*, охватывающие своим влиянием ряд рефлекторных дуг и тем самым определяющие общий уровень функционального состояния. Локальные модулирующие нейроны, усиливая или ослабляя синаптические входы на командных нейронах, перераспределяют приоритеты тех реакций, за которые эти командные нейроны ответственны. Устойчивое усиление синаптических связей на определенном командном нейроне является одним из механизмов создания доминанты.

Восстановление векторов возбуждения по матрице вероятностей условных реакций. Пластичный вектор синаптических связей командного нейрона в ходе подкрепления условного раздражителя совпадает по направлению с вектором возбуждения условного стимула. Если затем ввести переучивание, выбрав в качестве условного другой раздражитель, то вектор пластичных связей трансформируется и совпадет по направлению с вектором возбуждения нового условного раздражителя. Последовательно проводя переучивание, можно получить матрицу вероятностей условных реакций на условные и дифференцировочные раздражители. Собственные векторы этой матрицы представляют собой базис пространства векторов возбуждения. Для нахождения собственных векторов можно применить процедуру последовательной ортогонализации аналогично тому, как это было описано для матрицы субъективных различий.

Векторное пространство реакций. Командный нейрон, воздействуя на ансамбль премоторных нейронов, порождает в них управляющий вектор возбуждения, которому соответствует определенный паттерн возбужденных мотонейронов, определяющий внешнюю реакцию. Поле командных нейронов обеспечивает сложный набор запрограммированных реакций. Это достигается тем, что каждый из командных нейронов поочередно может воздействовать на ансамбль премоторных нейронов, порождая в них специфические управляющие векторы возбуждения, которые и определяют разные внешние реакции.

Командные нейроны получают от ансамбля предетекторов или от карты детекторов общий для всех вектор возбуждения. Однако процесс обучения реализуется избирательно только в том командном нейроне, непластичный вход которого специфически активируется подкреплением. Таким образом, из всего поля командных нейронов процесс формирования синаптического вектора связей, определяемого условным раздражителем, происходит только в том командном нейроне, непластичный вход которого специфичен в отношении подкрепления. Таким образом формируется условный рефлекс, избирательный как в отношении условного сигнала, так и той реакции, которую вызывает подкрепление.

Каждой внешней реакции соответствует свой командный нейрон и управляющий вектор. Поэтому все разнообразие реакций можно представить в пространстве, размерность которого определяется числом премоторных нейронов, возбуждение которых образуют управляющие векторы.

Нейронная сеть, измеряющая различие между стимулами. Каждый стимул представлен вектором возбуждения, компонентами которого являются возбуждения предетекторов. Модуль разности векторов возбуждения равен различию между стимулами. Различие между стимулами в нейронных сетях определяется ря-

дом шагов. В специальных «разностных» нейронах находятся разности отдельных компонентов векторов возбуждения. Разностные нейроны представлены парами с разным порядком вычитания. В каждом разностном нейроне такой пары возбуждение равно абсолютной величине разности сравниваемых компонентов.

Таким образом, на входе разностных нейронов образуется вектор с компонентами, равными абсолютным значениям разностей соответствующих компонентов сравниваемых векторов возбуждения. Абсолютная величина этого вектора разностей (его длина) измеряется суммой абсолютных величин его компонентов. Такое измерение длины вектора соответствует сити-блок матрице. Дальнейшая процедура измерений различий аналогична той, которая имеет место при измерении интенсивности.

23.2. Анализ проблемы целостного восприятия (гештальта) в рамках векторной психофизиологии

23.2.1. Проблема целостности восприятия в психологии. Гештальт и гештальт-психология

Чем дальше продвигаются аналитические исследования нейронной активности, тем все более отчетливо обнаруживаются трудности на пути понимания интегративных процессов. В этой связи нейробиология и психофизиология все настоятельнее обращаются к проблеме целостности, представленной в рамках гештальт-психологии (см. 14.4).

Наглядным примером гештальта может служить созвездие.

Термин **гештальт** (нем. *Die Gestalt*) означает «образ». Этот термин был введен в связи с необходимостью подчеркнуть качественное своеобразие восприятия паттерна элементов, которое несводимо к их простой сумме. В дальнейшем направление в психологии, подчеркивающее такое качественное своеобразие организованной группы элементов, получило название **гештальт-психологии** (Koehler, 1947). Простым примером гештальта может служить группа точек, расположенных по углам воображаемого квадрата. Достаточно расположить эти точки на том же участке поля зрения случайным образом — и гештальт исчезает. Еще более наглядным примером гештальта может служить созвездие: каждое из созвездий характеризуется качественным своеобразием воспринимаемой формы, что отражается в их названиях. Основоположником гештальт-психологии обоснованно считают немецкого психолога М. Вертгеймера (1923). С его именем связано открытие кажущегося движения (фи-феномена); это явление заключается в том, что при последовательной подаче двух пространственно разделенных точек наблюдатель видит движение одной точки вдоль линии, их соединяющей. М. Вертгеймер заключил, что восприятие движения — это качественно особый феномен, несводимый к простой последовательности пространственно различных стимулов. Именно качественное своеобразие присуще также комбинациям элементов (гештальтам). Общая теория гештальт-психологии была развита К. Коффкой (1935).

С приходом нацистов к власти в Германии большинство представителей гештальт-психологии эмигрировали в США. В период работы в США они предприня-

ли попытку преодолеть феноменализм этого направления, обратившись к динамике электрических полей мозга. Однако таким образом решить вопрос о механизмах гештальта не удалось.

Когнитивная психология взяла на вооружение «компьютерную метафору», в которой не нашлось достойного места гештальту.

Тем не менее следует признать, что представители гештальт-психологии не оказали существенного влияния на основную бихевиористскую тенденцию развития американской психологии, в которой когнитивный аспект долгое время игнорировался. Когда в дальнейшем в США получила развитие когнитивная психология, то она взяла на вооружение «компьютерную метафору», в которой не нашлось достойного места гештальту.

23.2.2. Развитие гештальт-психологии в рамках векторной психологии

Свое развитие гештальт-психология получила в рамках нового направления — **векторной психологии**, созданной трудами шведского ученого Г. Иохансона (1950). Профессор Г. Иохансон — ученик Д. Каца (1911), одного из представителей гештальт-психологии. Векторный подход в психологии, развитый Иохансоном, основывается на детальном изучении восприятия движения. Основополагающий эксперимент Иохансона связан с иллюзией движения. Если две точки движутся навстречу друг другу — одна по горизонтали, а другая по вертикали, — то наблюдатель воспринимает это как движение одной точки по наклонной прямой. Этот эффект Иохансон объяснил, используя векторные представления. В дальнейшем Иохансон распространил векторную модель на восприятие таких сложных форм движения, как движение корпуса и конечностей человека, а также движение объектов в трехмерном пространстве. Какова связь гештальта с векторной теорией восприятия? На феноменологическом уровне специфичности гештальта соответствует определенный вектор, качественно отличающийся от других векторов. Другими словами, качественное своеобразие гештальта определяется лежащим в его основе вектором. Оставаясь на уровне феноменологического анализа, трудно решить вопрос о реальном содержании векторной интерпретации.

Свое развитие гештальт-психология получила в рамках нового направления — векторной психологии.

Понятие гештальта применимо не только к зрительным паттернам, но и к сложным звуковым комплексам: речевым, музыкальным, а также естественным звукосочетаниям. При этом своеобразие звукового гештальта зависит как от входящих в комплекс элементов, так и от временных параметров: длительности звучания элементов и интервалов между ними. Особенностью звуковых гештальтов является то, что они реализуются при участии краткосрочной памяти, позволяющей оперировать гештальтом как целым образованием, несмотря на его протяженность во времени. В связи с этим возникает понятие *звуковых объектов*.

Следует подчеркнуть, что иконическая память участвует и в организации зрительных гештальтов. При рассматривании объекта глаза последовательно фиксируют наиболее информативные точки, а цепочка таких фиксаций интегрируется в гештальт при участии иконической памяти. Наконец, понятие гештальта справедливо и в отношении проприоцептивных сигналов, возникающих при реализации

движений конечностей. Наиболее отчетливо это проявляется в отношении жестов, когда каждому жесту соответствует его перцептивный гештальт. Этот подход распространяется на речевые артикуляции, представляющие собой своеобразные жесты, которым соответствуют кинестетические гештальты.

23.2.3. Развитие представлений векторной психологии в нейробиологии: векторная психофизиология

Дальнейшее развитие векторных представлений происходит на пути изучения нейронных механизмов. Так, восприятие движения объекта начинается с возникновения возбуждений в паре нейронов, выделяющих движение в горизонтальном и вертикальном направлениях. Эти возбуждения нейронов являются компонентами вектора возбуждения, который кодирует определенное направление движения в локальном участке сетчатки. На последующих стадиях обработки информации направление движения кодируется детектором, селективно настроенным в отношении определенного направления движения [Соколов, Вайткявичус, 1989].

В настоящее время на сетчатке кролика обнаружено четыре типа горизонтальных клеток, избирательно реагирующих на четыре направления движения: вверх, вниз, вправо, влево. Введение красителей в ганглиозные клетки каждого типа показало, что дендритные поля клеток, лежащих на одной оси, но реагирующих на стимулы, движущиеся в противоположных направлениях, не перекрываются. В то же время дендритные поля клеток, лежащих на ортогональных осях и реагирующих на движение стимула в пределах образованного ими квадранта, перекрываются. Поскольку дендритные поля клеток совпадают с их рецептивными полями, то стимул, движущийся в пределах каждого квадранта, вызывает возбуждение в двух ортогонально расположенных ганглиозных клетках, кодируя направление движения вектором возбуждения, компонентами которого являются возбуждения этих нейронов.

В связи с развитием широкого спектра нейронаук проблема гештальта из собственно психологической стала нейробиологической, об интересе к этой проблеме свидетельствует увеличение количества публикаций в нейробиологических журналах. При этом в организации нейронных ансамблей обнаруживается векторный принцип кодирования, а понятие гештальта получает нейрофизиологическую интерпретацию.

23.2.4. Нейронные механизмы выделения гештальтов

Современная нейронаука приступила к решению вопроса о механизмах сенсорной интеграции и, таким образом, оказалась вовлеченной в обсуждение такого, казалось бы, чисто психологического понятия, как гештальт. Наметились два подхода к решению проблемы гештальта. В рамках первого подхода гештальт рассматривается как результат иерархической организации нейронов (гностических единиц), а в рамках второго — как результат синхронизации нейронов одного уровня.

Модель иерархической организации гештальта отстаивает необходимость иерархической организации нейронных структур. Этот подход был основан Ю. Конорским, выдвинувшим концепцию *гностических единиц* — нейронов, реагирующих на сложные стимулы в результате конвергенции на них нейронов более элементарного уровня, так называемых *детекторов признаков*.

Иерархическая структура когнитивных процессов с отображением внешних стимулов на карте, образованной селективными детекторами, основана на концепции гностических единиц. Основным понятием этой модели является нейронный ансамбль, который определяется как набор нейронов, имеющих общий вход и конвергирующих хотя бы на одном нейроне более высокого уровня. Возбуждения, вызванные стимулами в элементах ансамбля, образуют компоненты вектора возбуждения. Этот вектор возбуждения действует параллельно на популяцию селективных детекторов, которые по предложению К. Прибрама целесообразно назвать *селекторами*. Каждый такой селектор характеризуется специфическим набором синапсов, которые образуют вектор связей. Вектор возбуждения и вектор связи предполагаются постоянными по своей длине.

Селектор, суммируя попарные произведения, полученные умножением приходящего к синапсу возбуждения на эффективность (вес) синапса, производит операцию, эквивалентную вычислению скалярного произведения двух векторов: вектора возбуждения и вектора связи. При условии постоянной длины этих векторов их скалярное произведение достигает максимума в том случае, когда оба вектора совпадают по направлению. Набор селекторов, обладающих по-разному ориентированными, но равными по длине векторами связи, образует сферическую поверхность, представляющую собой карту отображения сигналов. При изменении стимула на входе и соответствующем изменении вектора возбуждения максимум возбуждения смещается по карте селекторов, отображая изменение стимула.

Таким образом, стимулы на входе, задействованные векторами возбуждения постоянной длины, картируются в виде специфических участков на поверхности сферы. Эти локусы сферы представлены отдельными селекторами. Сдвиг максимума возбуждения по сфере соответствует сдвигу максимума возбуждения по карте селекторов. «Скачок» возбуждения с одного селектора на другой соответствует порогу различения стимулов, который на сфере дан в угловой мере. Этот порог, соответствующий угловому расстоянию между соседними селекторами, эквивалентен постоянному относительному разностному порогу.

Предложенная модель была проверена на примере цветового зрения. Было показано, что все множество цветов представлено цветоселективными нейронами на гиперсфере в четырехмерном пространстве, оси которого соответствуют возбуждениям нейронов: красно-зеленого, сине-желтого, яркостного и темнового. Иерархическая модель гештальта является развитием векторного подхода.

> Все множество цветов представлено цветоселективными нейронами на гиперсфере в четырехмерном пространстве.

Гипотеза о «временном связывании» как механизме формирования гештальта. В отличие от иерархических моделей гештальта вторую гипотезу относительно формирования гештальта можно назвать **временным связыванием**. Ведущим представителем этого подхода является К. Мальсбург. Он предложил принцип «временного связывания», который лежит в основе формирования гештальта, и обосновал положение о том, что мозг решает задачу разделения паттернов на основе ряда корреляций сигналов во времени. Эти корреляции служат средством связи более элементарных символов (нейронов) в более сложные структуры. Именно эти процессы и ведут к разделению гештальтов. Таким образом, в модели Мальсбурга нет места гностическим единицам. Гештальт с этой точки зрения — констелляция корреляционно связан-

ных элементарных символов (нейронов). Работы К. Мальсбурга во многом совпадают с исследованиями Р. Экхорна. Пространственная сегментация, с его точки зрения, достигается на основе пространственного «контраста синхронизации», который возникает между областями, представляющими разные объекты. Основным экспериментальным доказательством этой теории является «стимул-специфичная синхронизация» на высоких частотах (35–90 Гц). Стимул-специфичная синхронизация в случае применения в качестве зрительных стимулов линий разной ориентации заключается в том, что ритм потенциалов мозга обнаруживает высокую степень ориентационной избирательности. Особенность этой синхронизации заключается в отсутствии фазового сдвига. Эта синхронизация активности нейронов зрительной системы постулируется как способ пространственного связывания признаков.

В этих моделях синхронизация нейронной активности служит признаком объединения клеток в ансамбль. Они объясняют интегративные процессы, не обращаясь к участию отдельного интегративного нейрона. Нейроны, временно связанные между собой за счет синхронизации, образуют ансамбли. Нейроны могут переключаться от ансамбля к ансамблю в зависимости от фазы колебаний.

Эндогенная (пейсмекерная) природа высокочастотных гамма-колебаний. Рассмотренные два подхода к проблеме формирования гештальта на первый взгляд полностью исключают друг друга. Вместе с тем неоспоримыми экспериментальными фактами являются как гностические единицы, так и высокочастотные колебания, в высокой степени коррелированные в разных участках коры. Одним из возможных путей выхода из этого противоречия может быть новый взгляд на природу высокочастотных ритмов. Есть основания считать, что они отражают эндогенные (пейсмекерные) колебания, которые запускаются в нейронах приходящим сигналом. Тогда высокая корреляция этих колебаний — это следствие их одновременного запуска приходящим сигналом. Таким образом, корреляция высокочастотных колебаний есть не средство связывания элементов, а результат прихода к этим элементам общего сигнала. С этой точки зрения становится понятной и стимульная специфичность этих колебаний.

Исследование реакции мозга на звуковой стимул, представленной частотой 40 Гц, показало, что эта активность отражает повышение уровня бдительности при подаче звукового раздражителя. Этот ритм, возникший с латентным периодом 40 мс, длится до момента, отстоящего на 100 мс от момента нанесения стимула. Высказывается предположение, что не существует специального генератора на частоте 40 Гц, а синхронная активность на включение стимула является результатом уже активных осцилляторов, которые при действии стимула синхронизируются.

Высокочастотные пейсмекерные потенциалы повышают эффективность вовлеченных в реакцию нейронов, повышая частоту разрядов и увеличивая длительность реакций. В рамках иерархической организации нейронной структуры гештальта высокочастотные колебания подчеркивают архитектуру гештальта, высвечивая ее, как прожектором.

23.2.5. Иерархическая организация механизмов выделения зрительных гештальтов

Рассмотрим на примере восприятия движения иерархический принцип организации нейронных структур, лежащих в основе феномена гештальта, и участия в нем

высокочастотных разрядов нейронов. Прежде всего следует остановиться на иерархической структуре зрительного анализатора движения, определяющего возникновение кажущегося движения, которое составляет важную часть теории гештальта.

Зрительный анализатор движения приматов, известный как *магноцеллюлярный путь*, начинается с морфологически особой популяции ганглиозных клеток сетчатки, аксоны которых следуют в магноцеллюлярный слой наружного коленчатого тела. Далее анализатор движения включает область VI зрительной коры и среднюю темпоральную зрительную область экстрастриатной коры, обозначаемую как *MT*, или *V5*. Характерной особенностью области *V5* является то, что нейроны этой области обладают дирекциональной селективностью в отношении направления движений, не отвечая на форму и цвет стимула. Нейроны области *V5* подразделяются на две группы: *локальные детекторы движения*, детектирующие сдвиги точек в ограниченном участке поля зрения, и *детекторы движения зрительного паттерна*.

Эти детекторы движущейся формы — интегрирующие элементы, которые получают сигналы от локальных детекторов. Детекторы движущегося паттерна иерархически принадлежат более высокому уровню по сравнению с локальными детекторами движения, хотя и локализованы в той же области *V5*, составляя около 25% всех детекторов движения. Интегрирующие детекторы движущихся паттернов также характеризуются селективностью к направлению движения, однако условием их возбуждения является наличие паттерна когерентно движущихся точек. На локальное движение точки такие нейроны не отвечают. Таким образом, для восприятия движущейся формы необходимо синхронное возбуждение локальных детекторов движения в нескольких точках поля зрения. Когерентное движение ряда точек — условие необходимое, но не достаточное. Условием восприятия движения паттерна является наличие детекторов движения иерархически более высокого уровня.

В последнее время были получены новые данные, подтверждающие иерархическую организацию зрительного анализатора движения. Оказалось, что нейроны области *MT*, или *V5*, сами конвергируют на нейронах медиальной верхней темпоральной коры (*MST* или *V5A*). Эта область экстрастриатной коры лежит вентральнее и кпереди от *MT*. Особенностью нейронов *MST* является то, что они отвечают на стимулы, движущиеся когерентно во всем поле зрения. Таким образом, они совпадают с интегрирующими нейронами *MT*. Порог возбуждения отдельного нейрона *MT* совпадает с поведенческим порогом обнаружения движения зрительного стимула обезьяной. Можно заключить, что нейроны *MST* передают информацию, обеспечивающую реализацию поведенческих реакций.

Иерархическая организация зрительных функций обнаруживается при исследовании восприятия лиц и положения стимула в пространстве методом позитронной эмиссионной томографии. В восприятии лиц принимает участие, кроме стриатной коры, экстрастриатная кора (поле 19 и 37 по Бродману). Это совпадает с данными микроэлектродных исследований: именно здесь находятся нейроны, избирательные к разным аспектам изображения лица.

При восприятии разной локализации объекта в поле зрения кроме стриатной коры избирательно активируется экстрастриатная кора (поле 19) и париетальная кора (поле 7). Цветовые и движущиеся стимулы вызывают активацию разных

участков экстрастриатной коры, не совпадающих с ее участками, вовлеченными в восприятие лиц и положения стимула. Можно сделать вывод о том, что нервные механизмы восприятия организованы иерархически. При этом разные аспекты зрительной стимуляции представлены в различных участках экстрастриатной коры. По мере последовательной передачи информации от нижележащих уровней к вышележащим происходит разделение информационных потоков. Вместе с тем в пределах каждого информационного потока нейроны разных уровней образуют иерархические структуры.

Примером, подтверждающим иерархическую структуру гештальта, служит **прозопагнозия** — избирательное нарушение узнавания лиц, связанное с локальным поражением мозга (ассоциативной коры). Такие пациенты отчетливо воспринимают отдельные черты лица (глаза, уши, нос, рот), но не могут интегрировать их в единый образ — гештальт. Нейроны ассоциативной темпоральной коры, связанные с восприятием лиц, в свою очередь подразделяются на детекторы отдельных черт лица и нейроны, избирательно реагирующие на определенное лицо как целое. Такие нейроны различают даже два отдельных лица; эти нейроны-интеграторы образуют подкласс в классе гностических единиц.

Сопоставление данных в случае прозопагнозии с нейронными механизмами восприятия лица позволяет заключить:

- простого наличия детекторов отдельных черт лица еще недостаточно, так как их объединение в единое целое требует участия иерархически более высокоорганизованных нейронов — гностических единиц;
- одной синхронизации разрядов детекторов отдельных черт лица явно недостаточно для целостного восприятия лица.

Вместе с тем, поскольку такие нейроны могут различать еще лица конкретных индивидуумов, следует признать, что в формировании этих нейронов принимает участие процесс обучения.

Важный вклад в конкретизацию понятия «гностическая единица» внесли результаты экспериментов, демонстрирующие, что в антеро-вентральной височной коре обезьяны имеются нервные клетки, которые в ходе ассоциативного обучения становятся избирательно-реактивными к отдельным сложно организованным оптическим стимулам, генерируемым компьютером. Всего обезьяна получала в опыте 97 стимулов, отличающихся по цвету, форме, величине и ориентации. Процесс обучения заключался в том, что животному сначала предъявлялся образец, затем, через 16 с, — стимул, подлежащий сравнению. Животное получало подкрепление в том случае, если правильно обнаруживало идентичность образца и тест-стимула. Важно подчеркнуть, что такая процедура не была связана с реакцией на определенный стимул. Сигналом служило совпадение хранящегося в памяти образца и тест-стимула. Это сравнение образца и эталона реализовывалось при участии нейронов антеро-вентральной височной коры, ставших в ходе обучения селекторами отдельных сложных стимулов. С целью подтвердить, что такая избирательность есть действительно результат обучения, дополнительно было использовано еще 97 генерируемых компьютером новых стимулов. Для этого набора стимулов не было обнаружено нейронов с селективной настройкой. Таким образом, в ходе повторяющегося применения 97 стимулов для каждого из них сформировалась гностическая единица, избирательно реагирующая именно на данный стимул.

Можно предположить, что отдельным зрительным гештальтам соответствуют отдельные гностические единицы. В антеро-вентральной височной коре имеется пул резервных нейронов, потенциально в слабой степени реактивных к различным стимулам. В ходе повторения стимула определенная потенциация синаптических входов усиливается, после чего такой нейрон становится избирательно реагирующим селектором и перестает изменяться. Процесс такой настройки напоминает формирование детекторов в сенситивный период развития. Особенностью формирования гностических единиц является то, что сенситивный период прерывается самим процессом обучения.

Один гештальт — один нейрон.

Анализ отдельных зрительных характеристик стимула достигается нейронами престриатной коры. Выделенные элементарные признаки синтезируются нейронами долговременной памяти антеро-вентральной височной коры, фиксируют стимулы по принципу «один гештальт — один нейрон». Это отображение характеризуется высокой степенью абстракции: при изменении размера, ориентации и цвета стимула специфический нейрон продолжает сохранять избирательность своей реакции. При высокой степени специфичности реакции каждого нейрона в отношении определенного гештальта оказалось, что стимулы, предъявляемые в строгой последовательности, ассоциированы. Нейрон отвечал не только на специфический для него стимул, но в некоторой степени и на ближайшие соседние независимо от их оптического сходства. Можно предположить, что на протяжении некоторого отрезка времени нейрон частично фиксирует информацию, поступающую от следующих затем стимулов.

Можно предложить следующую гипотезу: появление нового стимула активирует очередной резервный нейрон на время, необходимое для его фиксации. Затем чувствительность нейрона падает, и последующие стимулы на него уже мало влияют. Это время составляет «сенситивный период» данного нейрона. При поступлении следующего сигнала на короткое время чувствительным становится следующий резервный нейрон.

Модель последовательного формирования избирательно реагирующих гностических единиц заключается в следующем. Имеется пул резервных нейронов, которые последовательно по сигналам новизны гиппокампа активируются. Активация заключается в том, что включается механизм пластических перестроек синапсов на короткое время — «сенситивный период» нейрона. Действующий в этот период сигнал, обработанный детекторами, поступает по каналам, повышая синаптические веса. В результате нейроны становятся селективно настроенными на данный стимул. По окончании «сенситивного периода» синаптические веса перестают изменяться. Если на «сенситивный период» придется следующий стимул, то он окажет влияние частично. В результате соседние нейроны будут так же частично отвечать на близкие во времени стимулы. Сигнал новизны возникает тогда, когда поступивший стимул «не находит» соответствующего ему нейрона в памяти. Таким образом, сигнал новизны — это отсутствие сигнала, достигнутое при совпадении стимула и соответствующей ему гностической единицы.

Важнейшими принципами организации гештальта являются пространственная и временная близость образующих гештальт элементов и их сходство. Однако этими критериями группировка элементов в целостный гештальт не ограничивается. Существует более сложный принцип — возникновение иллюзорного кон-

тура. Одним из примеров такого иллюзорного контура служит квадрат Каниза. В этом случае границы между объектами в поле зрения определяются не разным уровнем освещения или разной цветностью, а результатом воздействия индуцирующих эту границу элементов изображения. Говоря об иллюзорности такого контура, следует иметь в виду, что этот эффект определяет восприятие того, что один объект закрывает другой. Иллюзорный контур следует рассматривать как форму организации гештальта, определяющую сегментацию и активное восприятие объекта. Оказалось, что за иллюзорный контур отвечает специальный нейронный механизм: во вторичной зрительной зоне *V*2 обезьяны были обнаружены клетки, реагирующие на иллюзорный контур. Исследование методом функционального ядерного магнитного резонанса показало, что на иллюзорный контур отвечают специфические участки экстрастриатной коры правого полушария человека (поле 18 по Бродману), отличные от участков, реагирующих на реальный контур. Таким образом, когда испытуемый видит иллюзорный контур, этому соответствует активность специфической нейронной популяции, определяющей группировку локальных детекторов в единый перцепт.

Можно заключить, что в формировании гештальта принимают участие специфические нейроны, отличные от нейронов, выделяющих такие отдельные признаки, как ориентация отдельных линий в поле зрения. Это свидетельствует также об иерархической организации гештальта, несводимого к объединению детекторов элементарных признаков посредством установления между ними горизонтальных (одноуровневых) связей.

Новый подход к целостности восприятия наметился в **синергетике** — междисциплинарной области знания, изучающей кооперативные процессы отдельных элементов системы, в результате которых возникают пространственные, временные или функционально организованные структуры. Одним из основных положений синергетического подхода к восприятию является предположение относительно аналогии между формированием гештальта и его узнаванием. Используя в качестве стимула многозначный рисунок Рубика лицо/ваза, исследователи установили факторы, определяющие степень стабильности и нестабильности изображения. Этими факторами являются контекст и семантические влияния.

В рамках иерархического подхода многозначность (мультистабильность) изображения определяется тем, что стимул на входе активирует два (или более) гештальта. Колебания восприятия от одного варианта к другому предположительно связаны с переключением «подсветки» высокочастотной ритмикой в гамма-диапазоне с одной гештальт-пирамиды на другую. Если последовательно исключать элементарные признаки одного из конкурирующих гештальтов, то вероятность его доминирования снижается вплоть до полной стабилизации восприятия на одном варианте изображения.

23.2.6. Роль эндогенных высокочастотных (40–200 Гц) гамма-колебаний в формировании гештальта

Утверждение относительно иерархического строения нейронных структур, лежащих в основе гештальта, требует рассмотреть функцию синхронизации разрядов нейронов. Если условием возникновения гештальта являются гностические единицы, то функция высокочастотных синхронизированных осцилляций заключа-

ется в усилении сигналов за счет подключения к синаптическому воздействию внутриклеточного высокочастотного генератора.

Какова природа эндогенных колебаний? В опытах на изолированных нейронах виноградной улитки были обнаружены эндогенные подпороговые колебания мембранного потенциала в диапазоне от 1 до 20 Гц (пейсмекерные потенциалы). Механизм их возникновения был связан с активацией низкопороговых кальциевых каналов, приводящей к деполяризации, за которой следовала гиперполяризация в результате активации кальций-зависимых калиевых каналов. Частота осцилляций возрастала при деполяризации мембраны. Когда амплитуда пейсмекерных потенциалов достигала порога генерации спайка, нейрон генерировал серию разрядов.

Пейсмекерные потенциалы являются своеобразным внутриклеточным управляемым генератором, подключение которого превращает короткое синаптическое воздействие в продленную последовательность потенциалов действия. Аналогичный механизм имеет место и в корковых нейронах.

Высокочастотные колебания (40 Гц) эндогенной природы были описаны для корковых интернейронов. Их происхождение обязано последовательной активации медленных натриевых каналов, за которой следует активация калиевых каналов. Аналогичные внутриклеточные гамма-колебания (50–200 Гц) были обнаружены в нейронах зубчатой фасции гиппокампа. Эти эндогенные высокочастотные колебания модулируются под влиянием синаптических входов от энторинальной коры и септума. Энторинальная кора создает гамма-активацию. Синаптические влияния септума реализуются на частоте тета-ритма, в результате чего частота вспышки гамма-колебаний коррелирует с частотой тета-ритма.

Другим механизмом эндогенных колебаний является внутриклеточная реверберация нервных импульсов в нейронах виноградной улитки. Суть этого явления заключается в том, что соматический потенциал действия активирует триггерную зону отростка. Вызванный там потенциал действия ретроградно поступает в сому в виде А-спайка. Если А-спайк достигает порога генерации, то в соме возникает следующий спайк и процесс повторяется, приводя к высокочастотному разряду, ограниченному лишь рефрактерным периодом. Эта ритмика сохраняется и даже усиливается за счет выключения кальций-зависимых калиевых каналов при блокаде химических синапсов ионами кобальта.

Такой механизм генерации высокочастотной ритмики имеет место и при взаимодействии дендритного и соматического участков мембраны корковых нейронов позвоночных.

> Высокочастотные колебания, выполняя функцию усиления, вместе с тем определяют временную дискретность восприятия.

Предельно высокая частота эндогенных осцилляций (200 Гц) позволяет объяснить существование кванта времени, определяющего тонкую временную структуру восприятия. При исследовании кажущегося движения было установлено, что элементарный временной промежуток (квант времени) составляет 4,5 мс. Другие интервалы кратны этой величине. Анализ ритмической активности в диапазоне гамма-колебаний показывает, что квант времени совпадает со временем относительной рефрактерности. Таким образом, высокочастотные колебания, выполняя функцию усиления, вместе с тем определяют временную дискретность восприятия.

23.2.7. Связь проблемы гештальта с проблемой сознания. Гештальт-пирамида как базисный механизм актов сознания

Проблема гештальта связана с проблемой механизма субъективных образов. Концепция гностических единиц связывает возникновение субъективного образа с пирамидой последовательных нейронных преобразований, вершиной которой является активация гностической единицы.

Другой подход был развит Дж. Экклсом. Суть его заключается в том, что дендриты пирамидных нейронов на уровне IV слоя коры собираются в дендритный пучок, восходящий к I слою (см. главу 1). Этот пучок дендритов (группа из 70–100 соседних крупных и средних пирамидных клеток) получил название **дендрон**. Каждый дендрон, согласно теории Экклса, однозначно связан с элементарным психическим переживанием, которое обозначается термином **психон**. Множество психонов представляют все разнообразие субъективных явлений. При этом каждый психон связан с определенным дендроном.

Каждый дендрон, согласно теории Экклса, однозначно связан с элементарным психическим переживанием — психоном.

Следует подчеркнуть сложность строения дендрона. Каждый дендрон обладает множеством синапсов, на которых оканчиваются бутоны терминалей аксонов. Сложность возрастает на субсинаптическом уровне в связи с квантовым (дискретным) выбросом молекул трансмиттера в синаптическую щель и импульсным прохождением ионного тока через ионный канал, образованный рецептором трансмиттера. Картина еще более усложняется тем, что в шипиках существует свой собственный механизм трансляции — синтез критически важных белков, который обеспечивается направленным переносом информационной РНК из ядра к определенному постсинаптическому участку дендрита.

Возвращаясь к проблеме сознания, следует подчеркнуть, что условием возникновения осознанного восприятия является дополнительная активация, поступающая от ретикулярной активирующей системы. В модели гностической единицы такая активация выражается в высокочастотных колебаниях мембранного потенциала. В модели дендрона эта активация известна как ретикулярные влияния на апикальные дендриты пирамидных нейронов. Следовательно, и гностическая единица, и дендрон — условия необходимые, но не достаточные для возникновения акта сознания. Только комбинация специфической и неспецифической активации нейронов коры создает сознательное переживание.

Элементарные признаки стимула параллельно отображаются на картах-экранах простых детекторов, которые образуют основание гештальт-пирамиды. Кодом отдельного элементарного признака стимула является место максимального возбуждения на соответствующем экране. Стимул, обладающий рядом элементарных признаков, кодируется целым набором таких максимумов возбуждения на ряде карт-экранов.

Карты комплексных признаков образованы комбинациями элементарных признаков. Комплексные признаки кодируются специфическими местами максимальных возбуждений на картах сложных детекторов. Простые и сложные при-

знаки образуют синапсы на гностической клетке, которая возбуждается при специфическом наборе элементарных и комплексных признаков стимула.

Активированная гештальт-пирамида иерархически организованных нейронов образует базисный механизм актов сознания.

Таким образом, нейронная модель гештальта предлагается в виде многоуровневой структуры — пирамиды; вершину ее представляет гностическая единица, на которой конвергируют детекторы элементарных и комплексных признаков. При действии адекватного сложного стимула нейроны на разных уровнях гештальт-пирамиды «подсвечиваются» активирующими влияниями, представленными высокочастотными внутриклеточными колебаниями мембранного потенциала клеток. Такая активированная гештальт-пирамида иерархически организованных нейронов образует базисный механизм актов сознания.

Дополнительная литература

Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во МГУ, 1989.

Соколов Е. Н. Психофизиология. М.: Изд-во МГУ, 1981.

Соколов Е. Н. Нейрофизиологические механизмы сознания // Журнал высшей нервной деятельности. 1990. Т. 40. Вып. 6. С. 1049–1052.

Соколов Е. Н. Перцептивный, мнемический и семантический уровни субъективного отображения // Журнал высшей нервной деятельности. 1993. Т. 43. Вып. 2. С. 228–231.

Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г. Нейроинтеллект: от нейрона к нейрокомпьютеру. М.: Наука, 1989.

Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г. Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.

Предметный указатель

К

Л

М

Н

О

П

Р

С

Я

Психофизиология

Учебник для вузов

4-е издание

Серия «Учебник для вузов»

Под ред. Ю. И. Александрова

Заведующий редакцией	*П. Алесов*
Ведущий редактор	*Е. Власова*
Литературный редактор	*О. Андросик*
Корректоры	*С. Беляева, Н. Викторова*
Художник	*Л. Адуевская*
Верстка	*А. Шляго*

ООО «Питер Пресс», 192102, Санкт-Петербург, ул. Андреевская (д. Волкова), д. 3, литер А, пом. 7Н.
Налоговая льгота — общероссийский классификатор продукции ОК 005-93, том 2; 95 3005 — литература учебная.
Подписано в печать 29.08.13. Формат 70x100/16. Усл. п. л. 37,410. Тираж 2000. Заказ
Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных издательством материалов
в ОГУП «Областная типография «Печатный двор». 432049, Ульяновск, Пушкарева д.27.